

Veränderungen der neurophysiologischen Abläufe im visuellen Cortex des Menschen während einer optischen Lernaufgabe

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors der Medizin

des Fachbereichs Humanmedizin

der Justus-Liebig-Universität Giessen

vorgelegt von Gudrun Lang, geb. Oelte, Waiblingen

Giessen 2000

Aus der Medizinischen Betriebseinheit

Physiologisches Institut

Leiter: Prof. Dr. Ch. Baumann

des Klinikums der Justus-Liebig-Universität Giessen

Gutachter: Prof. Dr. Skrandies

Gutachter: Prof. Dr. Gallhofer

Tag der Disputation: 15. Juni 2000

# Inhalt

<b>1 Einführung</b>	1
<b>2 Theoretische Grundlagen</b>	4
2.1 Visuelles System	4
2.2 Funktionelle Grundlagen der Verarbeitung des Noniusreizes im visuellen System	14
2.3 Wahrnehmungsschwellen	15
2.4 Noniussehen	16
2.5 Elektroencephalogramm (EEG)	17
2.6 Visuell evozierte Potentiale (VEP)	18
<b>3 Material und Methodik</b>	20
3.1 Versuchsaufbau und Ablauf	20
3.1.1 Lernexperiment mit einem festen Versatz (Experiment 1)	20
3.1.1.1 Schwellenmessung	23
3.1.1.2 PEST Parameter	25
3.1.1.3 Lernphase	25
3.1.1.4 VEP Parameter	26
3.1.2 Lernexperiment an der individuellen Schwelle (Experiment 2)	27
3.2 Auswertung der psychophysischen Daten	28
3.3 Auswertung der elektrophysiologischen Daten	29
3.3.1 VEP	29
3.3.2 Topographische Analysen	30
3.3.3 Abgrenzung gegenüber anderen Methoden	33
<b>4 Ergebnisse</b>	35
4.1 Psychophysik	35
4.1.1 Schwellenbestimmungen in Experiment 1 und 2	35
4.1.2 Schwellenbestimmungen im Experiment 2	39
4.1.3 Darstellung von 16 Probanden aus Experiment 1	43
4.2 Ergebnisse der Elektrophysiologie	47
4.2.1 EEG-Topographie	47
4.2.1.1 Potentialkarten	47
4.2.1.2 Global Field Power (GFP)	49
4.2.1.3 Elektrophysiologische Änderung nur bei gewissem Lernumfang	53

# Inhalt

4.2.1.4 Amplitude	53
4.2.1.5 Ladungsschwerpunkte (Zentroide)	54
<b>5 Diskussion</b>	60
5.1 Psychophysik	60
5.1.1 Prozentsatz der Lernenden	60
5.1.2 Höhe des Lernzuwachses	60
5.1.3 Schwellen für verschiedene Orientierungen	60
5.1.4 Was lernen die Probanden	61
5.1.5 Transfer	64
5.1.6 Zeitlicher Verlauf	65
5.2 Elektrophysiologie	66
5.2.1 Art des Potentials	67
5.2.2 Elektrophysiologisches Korrelat der besseren Diskriminierungsfähigkeit zwischen zwei Orientierungen	68
5.2.3 Elektrophysiologisches Korrelat der besseren Diskriminierungsfähigkeit innerhalb einer Orientierung	69
5.2.4 Elektrophysiologische Änderung nur bei gewissem Lernumfang	69
5.2.4.1 Woher resultiert die kürzere Latenz?	70
5.2.4.2 Amplitude	70
5.2.4.3 Woher resultiert das Anwachsen der GFP-Amplitude	70
5.2.4.4 Ort des Lernens	72
<b>6 Zusammenfassung</b>	74
<b>7 Literaturverzeichnis</b>	I
<b>8 Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen</b>	V
<b>9 Tabellen</b>	VII

# 1 Einführung

Wahrnehmung bestimmt unser Leben. Unsere Sinnessysteme ermöglichen es uns, zu sehen, zu hören, zu fühlen, zu riechen oder zu schmecken. In einem sich noch entwickelnden Organismus verbessern sich diese sensorischen Funktionen altersabhängig. Es ist festzustellen, daß in den ersten Lebensmonaten die Verbesserung der Wahrnehmung besonders deutlich ist. In experimentellen Studien konnte gezeigt werden, daß die Entwicklung einer normalen visuellen Wahrnehmung von einem normalen Ausmaß an visueller Stimulation, wie man sie in einer normalen visuellen Umwelt erfährt, abhängt (Fregnac & Imbert 1984). So führt bei Kätzchen der einseitige Lidverschluß in den ersten Lebensmonaten bereits nach 14 Wochen zur Amblyopie des verschlossenen Auges (Hubel & Wiesel 1970, Olson & Freeman 1980). Daraus ergibt sich, daß die Entwicklung eines Sinnes und seiner Wahrnehmungsfähigkeit im kindlichen Organismus experimentell durch Änderung von Stimulusbedingungen beeinflusst werden kann.

In Studien zur psychophysischen Leistung beim Menschen, die in den letzten Jahren durchgeführt wurden, konnten Änderungen der Wahrnehmungsfähigkeit auch beim Erwachsenen beschrieben werden. Verbesserungen der Wahrnehmungsfähigkeit sind für zahlreiche Funktionen des visuellen Systemes bekannt. Verbesserungen der Stereosehschärfe bei fovealer und peripher Reizung (Fendick & Westheimer 1982), Verbesserungen der Phasendiskrimination bei einem Sinuskurvenreiz (Fiorentini & Berardi 1981) und Verbesserungen der Übersehschärfe (Mc Kee & Westheimer 1978). Unter dem Begriff der Übersehschärfe des menschlichen visuellen Systemes versteht man die Fähigkeit, räumliche Eigenschaften mit einer Präzision eines Bruchteiles des Photorezeptordurchmessers entdecken zu können (Poggio et al. 1991). Die Verbesserung der Wahrnehmungsfähigkeit durch wiederholte Präsentation des Stimulus, wurde schon wesentlich früher publiziert (Gibson 1953).

Bei den oben beschriebenen Funktionen handelt es sich um basale Fertigkeiten des visuellen Systems. Das Lernen, durch häufige Präsentation eines Stimulus herbeigeführt, wird dem nichtdeklarativen, impliziten Gedächtnis zugeordnet. Implizites Lernen findet ohne Mitwirkung des Bewußtseins und ohne Zugriff auf einen bestimmten Gedächtnisinhalt statt. Ausgangspunkt dieser Erkenntnis war der inzwischen legendäre Patient H. M., der nach einer beidseitigen Entfernung des medialen Temporallappens eine anterograde Amnesie zeigte, und somit keine neuen Informationen behalten und wiedergeben konnte, jedoch implizites Lernen zeigte. Traditionellerweise wird vom impliziten Gedächtnis eine zweite Gedächtnisform,

das explizite Gedächtnis, unterschieden, welches für die bewußte Wiedergabe von Fakten und Ereignissen verantwortlich ist (Schmidt & Thews 1997).

Zu einer stimulusabhängigen Verbesserung der Wahrnehmungsfähigkeit eines Sinnessystemes im erwachsenen Organismus kann es nur kommen, wenn die Wahrnehmungsfunktionen in den primären Hirnrindenarealen nicht festgeschrieben sind. In zahlreichen Studien über die kortikale Plastizität bei erwachsenen Tieren konnte dies anhand invasiver neurophysiologischer Methoden, durch Ableitung der Antworten einzelner kortikaler Neurone, gezeigt werden.

Auf die drastischste Änderung der Stimulusbedingungen durch eine völlige periphere Unterbrechung der somatosensorischen Afferenzen, wie dies bei einer Amputation geschieht, folgt ein ausgedehntes Umschreiben der kortikalen Repräsentation des zugehörigen somatosensorischen Hirnrindenareals (Merzenich et al. 1984). Auch bei weniger drastischen Änderungen der Stimulusbedingungen lassen sich solche Modifikationen finden. So konnte beim Training der Wahrnehmungsdiskriminierung erwachsener Affen eine Korrelation der funktionellen Änderungen in den Antworten der Einzelneurone mit der sensorischen Diskriminierungsleistung für einen somatosensorischen Stimulus (Recanzone et al. 1992) und für eine akustische Frequenzdiskriminierungsaufgabe (Recanzone et al. 1993) gefunden werden.

Ähnliche funktionelle Änderungen in der Organisation rezeptiver Felder kortikaler neuronaler Zellverbände zeigten sich auch für visuelle Prozesse. Nach beidäugiger fokaler Netzhautläsion bei Katzen und Affen kommt es schon nach wenigen Minuten zu einem Anwachsen der rezeptiven Feldgröße von kortikalen Neuronen, die ihr rezeptives Feld nahe der Läsion auf der Retina haben (Gilbert & Wiesel 1992). Die bei ausgewachsenen Tieren dargestellten Befunde existierender Plastizität des Nervensystems, führen zu der Annahme, daß ähnliche Effekte für das menschliche Nervensystem des Erwachsenen zu erwarten sind.

Invasive Ableitungstechniken sind für Studien am Menschen nicht vertretbar. Die elektrische Hirnaktivität kann jedoch nichtinvasiv von der Kopfoberfläche mit hoher zeitlicher Auflösung von Millisekunden abgeleitet werden, während ein Proband an einer Wahrnehmungsaufgabe teilnimmt, die neuronale Prozesse aufdeckt, welche mit den funktionellen Eigenschaften des menschlichen visuellen Systemes verknüpft sind (Skrandies 1987). Anhand dieser Methode wurden neurophysiologische Korrelate, die womöglich die physiologische Basis für die beschriebenen Lernprozesse darstellen, erst in letzter Zeit beschrieben (Skrandies & Fahle 1994). Dabei zeigte sich, daß das Ableiten evozierter Potentiale ergänzt durch die

Durchführung psychophysischer Experimente die geeignetste Methode ist, um neuronale Korrelate des Wahrnehmungslernens beim Menschen zu untersuchen (Skrandies 1995).

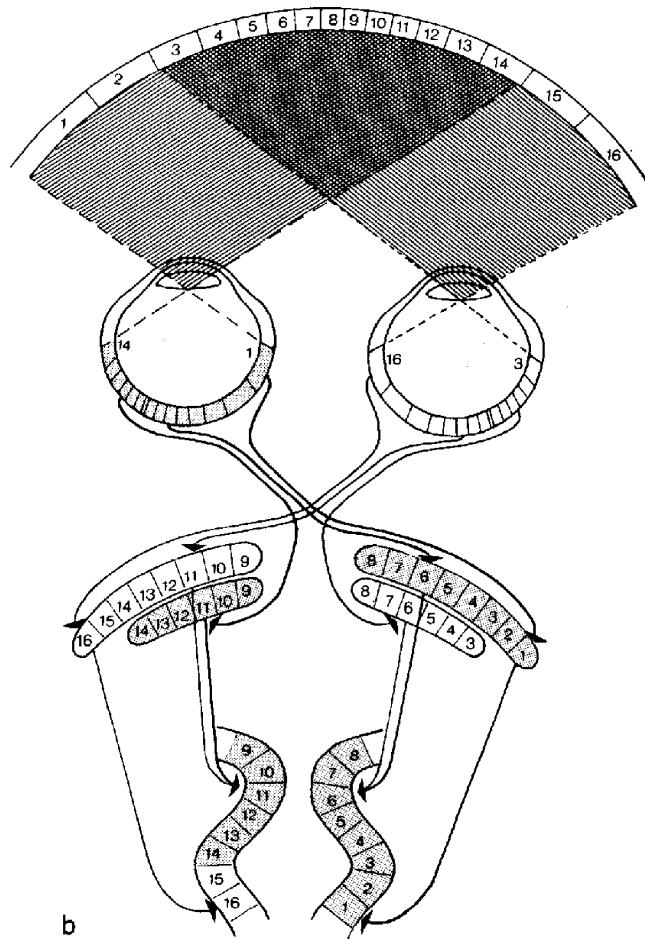
In der vorliegenden Studie werden die Daten von Experimenten an erwachsenen menschlichen Probanden präsentiert, in denen die psychophysische Schwelle und die elektrische Hirnaktivität gleichzeitig gewonnen wurden, während die Probanden an einer Wahrnehmungsdiskriminierungsaufgabe in Zeitspannen von 25 Minuten teilnahmen. Als Reiz wurden Noniuslinien gezeigt. Noniussehen ist die Fähigkeit, Versätze von Linien wahrzunehmen, die unter der üblichen Auflösungsgrenze von einer Winkelminute liegen und stellt eine Form der Übersehschärfe dar (Westheimer 1982).

Einerseits ist Ziel der Arbeit zu zeigen, daß durch wiederholte Präsentation des Noniusreizes die sensorische Schwelle sinkt und dieses Lernen stimulusspezifisch ist, da es nicht auf denselben Reiz um  $90^\circ$  rotiert übertragen werden kann. Andererseits sollen neurophysiologische Änderungen als Indikatoren für die psychophysische Verbesserung aufgezeigt werden. Es wird im Besonderen die Frage zu klären sein, auf welcher Verarbeitungsstufe diese neurophysiologischen Änderungen geschehen.

## 2 Theoretische Grundlagen

### 2.1 Visuelles System

Unter dem visuellen System versteht man die funktionelle Einheit von Auge, Sehbahn und Sehrinde. In Abbildung 1 sind die Nervenbahnen von der Netzhaut zum visuellen Areal der Großhirnrinde schematisch dargestellt. Das Gesichtsfeld ist anhand des schraffierten Bereichs, für beide Augen unterschieden, illustriert. Alles Sichtbare in diesem Bereich der Umgebung wird auf der Netzhaut abgebildet. In welcher Form die Abbildung auf der Retina stattfindet, ist anhand der Einteilung in Nummern dargestellt. Das laterale Gesichtsfeld wird nasal und das mediale Gesichtsfeld lateral auf der Netzhaut abgebildet.



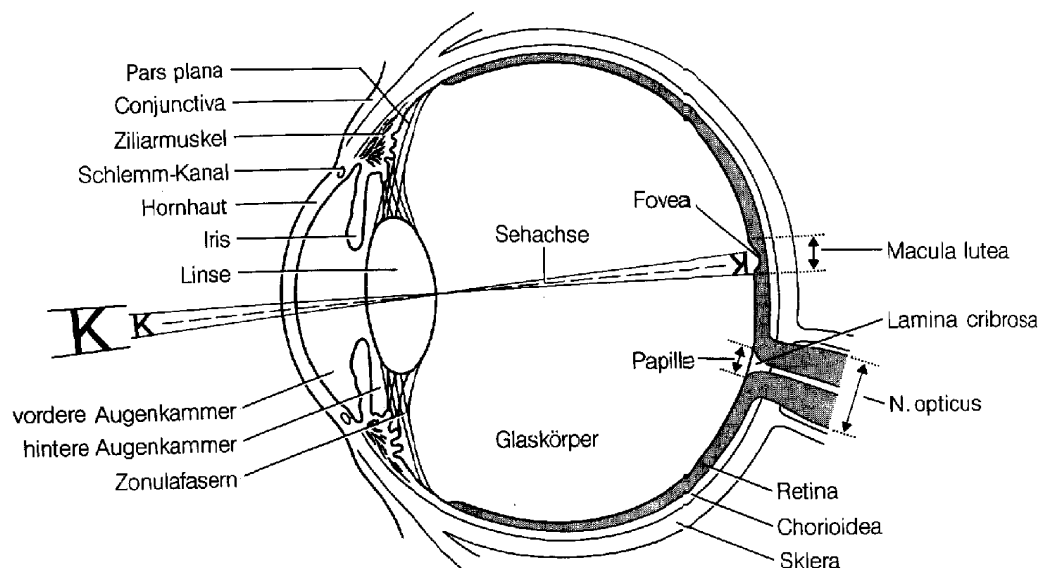
**Abbildung 1:** Schematische Darstellung der Nervenbahnen von der Netzhaut zum visuellen Areal der Großhirnrinde beim Menschen ( von Campenhausen "Die Sinne des Menschen" 1981).



Von der Retina wird die Information in Form von Nervenimpulsen den nächsten Verarbeitungsstufen, zunächst dem Corpus Geniculatum Laterale (CGL) und danach dem visuellen Kortex zugeführt. Dies ist durch die Pfeile illustriert. Die Zahlen zeigen die Repräsentation des Gesichtsfeldes im CGL und im Kortex. Im Kortex findet die Verarbeitung visueller Reize bis zur bewußten Wahrnehmung statt.

## Auge

Der Aufbau des Auges ist in Abbildung 2 dargestellt. Hornhaut, vordere Augenkammer, Linse und Glaskörper bilden den lichtbrechenden Apparat. Die äußere Schicht des Augapfels, die Sklera, geht vor der Linse in die Hornhaut über. Die nächste Schicht bildet die Chorioidea (auch Aderhaut genannt). Sie dient der Ernährung der Netzhaut. Die Chorioidea geht vor der Linse in den Ziliarapparat, Ziliarmuskel mit Zonulafasern und die Iris über. Der Ziliarapparat stellt die Aufhängung der Linse dar, die Iris ist eine Lochblende, die den Lichteinfall reguliert.



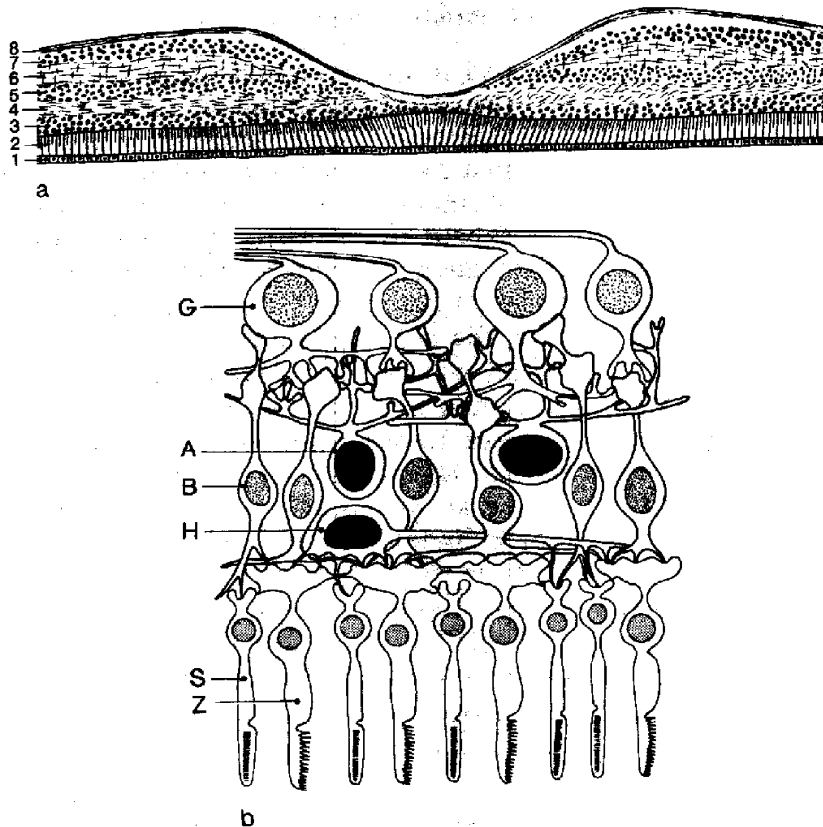
**Abbildung 2:** Horizontaler schematischer Durchschnitt durch den rechten Augapfel, von oben gesehen ( Leydhecker "Augenheilkunde" 1990).

Die innere Schicht bildet die Retina, sie enthält die Sinneszellen. Das Bild des fixierten Objektes wird auf der Retina auf dem Kopf stehend und seitenverkehrt abgebildet. Die Netzhautnervenfaser fließen auf der Sehnervenscheibe (Papilla nervi optici) zum Sehnerv zusammen.

## Retina

Die Retina ist das bildaufnehmende Organ. Sie zeigt eine siebenfache Schichtung, die in Abbildung 3 dargestellt ist. In den Rezeptoren wird der physikalische Reiz in einen nervösen Reiz umgewandelt. Man unterscheidet Zapfen und Stäbchen. Zapfen sind farbspezifisch, Stäbchen helligkeitsspezifisch. Zentral in der Retina liegt der gelbe Fleck mit der Fovea (auch Macula genannt), sie wird auch als Stelle des schärfsten Sehens bezeichnet, denn hier stehen die Rezeptoren, ausschließlich Zapfen, am dichtesten. Zusätzlich treten hier die weiterführenden Nervenzellen zurück, dadurch kann das einfallende Licht direkt auf die Sinnesrezeptoren fallen.

Als rezeptives Feld eines Neurons wird der Bereich auf der Retina definiert, der mit geeigneten Lichtreizen stimuliert, erregende und hemmende Einflüsse auf das Aktionspotential des Neurons ausübt. Die rezeptiven Felder der Fovea sind wesentlich kleiner als im peripheren Bereich, da nur wenige Rezeptoren auf eine Bipolarzelle und diese auf eine Ganglienzelle konvergieren. Die rezeptiven Felder bestehen aus einem runden Zentrum und einer ringförmigen Peripherie, die funktionelle Antagonisten sind. Die sogenannten "On-center-" unter den Ganglienzellen werden bei Belichtung des Zentrums des rezeptiven Feldes auf der Ebene der Sinneszellen erregt und durch Reizung des Umfeldes gehemmt. Entgegengesetzt reagieren die "Off-center-cells".



**Abbildung 3:** a) Schnitt durch die verschiedenen Netzhautschichten im Bereich der Fovea centralis

b) Schematische Darstellung der Zellen und ihrer Verknüpfungen von einem extrafovealen Bereich der Netzhaut. Schicht (1) ist das Pigmentepithel, Schicht (2) besteht aus den Außengliedern der Zapfen (Z) und Stäbchen (S), die Schicht (3) besteht aus dem inneren Teil der Sehzellen, die Schicht (4) enthält die Synapsen der Sehzellen mit den Bipolarzellen (B) und den Horizontalzellen (H), in der Schicht (5) liegen die Zellkerne der Bipolarzellen (B), in der Schicht (6) sind die Bipolarzellen mit den Amakrinen (A) und den retinalen Ganglienzellen (G) verknüpft, die Schicht (7) enthält die Zellkerne der retinalen Ganglienzellen (G), und die Schicht (8) besteht aus den Nervenfortsätzen dieser Zellen, die zum blinden Fleck ziehen (von Campenhausen "Die Sinne des Menschen" 1981)

Die Retina enthält selbst schon Nervenzellen der Sehbahn. Die Bipolarzellen stellen das 2. Neuron und die Ganglienzellen das 3. Neuron der ableitenden Bahnen dar. Die Ganglienzellen werden entsprechend ihrer Funktion in X, Y und W-Zellen unterteilt. Die W-Zellen sind an der Informationsverarbeitung beteiligt, die der Koordination der Kopf- und Augenbewegungen dient, deshalb projizieren sie in

den Colliculus Superior (Schaltstelle für Reflexbewegungen der Augen und für Pupillenreflexe).

Dagegen verarbeiten die X- und Y-Zellen Informationen über Formen und Bewegungen im Gesichtsfeld. Y-Zellen sind Zellen mit großen Zellkörpern (magnocellular pathway cells (MC)), die zum Colliculus Superior und zum Corpus Geniculatum Laterale projizieren und auf große Zielobjekte und besonders auf bewegte Ziele antworten. X-Zellen sind Zellen mit mittelgroßen Somata (parvocellular pathway cells (PC)), die konzentriert in der Fovea Centralis vorkommen und nur zum Corpus Geniculatum Laterale projizieren. Ihre rezeptiven Felder sind klein, dementsprechend sind sie spezifisch für kleine Objekte. Die X-Zellen bringen die hohe Detailauflösung des visuellen Systems und die Farbanalyse.

Durch diese spezifische Informationsverarbeitung entsteht ein Pfad zwischen der Retina und dem Corpus Geniculatum Laterale, der aus unterschiedlichen Kanälen besteht. Je ein Kanal für "On-Center-Zellen" und "Off-Center-Zellen", wiederum jeweils in einen X bzw. Y-Kanal unterteilt. So ergibt sich ein Pfad für die initiale Verarbeitung von Bewegung und großen Strukturen, entsprechend dem Y-Pfad, und ein weiterer Pfad zur Analyse feiner Strukturen, entsprechend dem X-Pfad. Durch diesen Aufbau kann das visuelle System parallele Verarbeitung schon auf der Ebene der retinalen Ganglienzellen leisten. Die Axone der Ganglienzellen treten gebündelt als Sehnerv am hinteren Pol des Auges aus und ziehen zum Chiasma opticum.

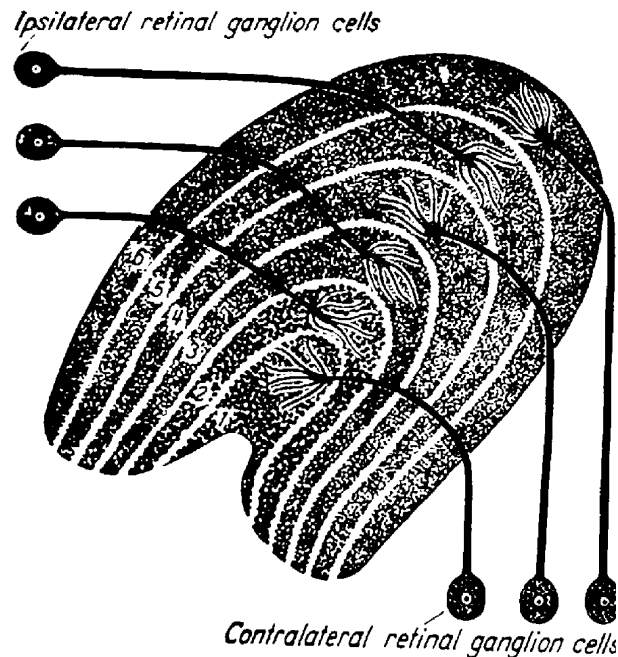
### **Chiasma**

Hier kreuzen die nasalen Fasern des Nervus opticus zur Gegenseite, während die temporalen Fasern ipsilateral bleiben (siehe Abbildung 1). Gekreuzte und ungekreuzte Fasern bilden jeweils den rechten und linken Tractus opticus und ziehen zum Corpus geniculatum laterale der Hemisphäre.

### **Corpus geniculatum laterale (CGL)**

Das CGL weist eine sechsfache Schichtung der Neurone auf, die in Abbildung 4 dargestellt ist. Die Fasern des Tractus opticus gewinnen hier Anschluß an das 4. Neuron der Sehbahn. Im Chiasma kreuzende Bahnen enden in Lamina 1, 4 und 6 (kontralaterale Verarbeitung) und ungekreuzte temporale Bahnen in Lamina 2, 3 und 5 (ipsilaterale Verarbeitung). Eine weitere Bedeutung der Lamination liegt in der Funktion der Zellen. Die beiden dorsalen Schichten enthalten On-Zellen, die beiden mittleren Schichten On- und Off-Zellen und die beiden ventralen Schichten

nur Off-Zellen, jeweils in X- und Y-Kanäle unterteilt. Auf dieser Verarbeitungsebene findet eine anatomische Segregation der Kanäle statt. Y-Zellen projizieren zu den Schichten mit großen Zellen (magnocelluläre Schicht 1 und 2) des CGL, X-Zellen zu den anderen Schichten mit kleinen und großen Zellen. Auf diese Weise entstehen zwei parallele Informationsverarbeitungswege, der X-Kleinzell-Pfad und der Y-Großzell-Pfad (siehe Abbildung 7). Auf dieser Ebene der Repräsentation ist die Einäugigkeit erhalten. Es sind noch keine binokularen Zellen vorhanden. Die Fasern des 4. Neurons ziehen weiter zur Sehrinde.

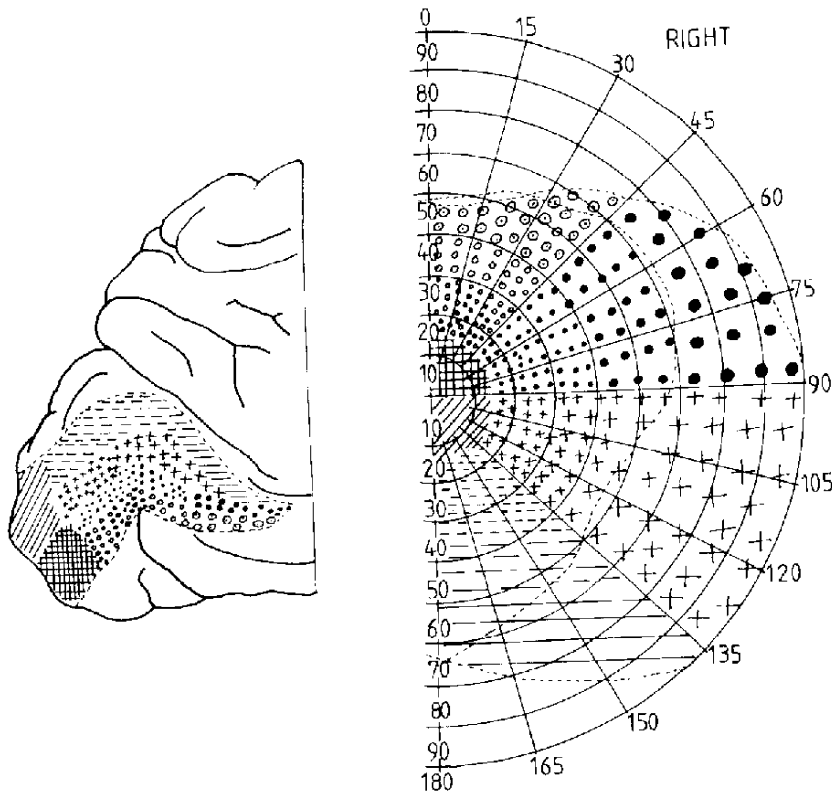


**Abbildung 4:** Darstellung der Trennung der Fasern des Tractus opticus in die einzelnen Schichten des Corpus geniculatum laterale bei Primaten. Fasern der kontralateralen Retina, z.B. die gekreuzten Fasern, treten in die Schichten 1, 4 und 6 ein (Davson "Physiology of the Eye" 1980).

## Striatum

Das Striatum (auch primäre Sehrinde oder Area 17 genannt) liegt an der Oberfläche des occipitalen Poles der Großhirnrinde, wie in Abbildung 5 dargestellt. Hier treffen Fasern der Sehstrahlung aus dem Corpus geniculatum laterale ein.

Die Hälfte des Gesichtsfelds eines Auges wird auf die Oberfläche einer Area 17 projiziert, jeweils die rechten Gesichtsfeldhälften in die linke Hemisphäre und umgekehrt. Die obere Hälfte des Gesichtsfeldes kommt unterhalb der Fissura calcarina und die untere Hälfte oberhalb zu liegen. Dabei ist das Gebiet der Maculaprojektion überdimensional groß (siehe Abbildung 5).



**Abbildung 5:** Abbildung der Retina auf das Striatum. Auf der linken Seite ist das Striatum der linken Hemisphäre dargestellt. Auf der rechten Seite ist die rechte Hälfte eines Gesichtsfelds zu sehen. Die übereinstimmenden Markierungen deuten die Repräsentation des Gesichtsfelds auf dem Kortex an (Davson "Physiology of the Eye" 1980) .

Die Rinde ist ebenfalls in 6 Schichten unterteilt, die von der Oberfläche in die Tiefe mit 1-6 nummeriert werden. Die Schicht 4 lässt sich noch in drei Unterschichten a, b und c teilen, wobei die Schicht 4c die meiste Information aus dem CGL verarbeitet. Die Schichten 1-3 enthalten eher Verbindungsfasern zu Assoziationsfeldern und zur Gegenseite. Die Schicht 5 führt Verbindungen zurück zum Colliculus superior und die Schicht 6 zum CGL.

In der Schicht 4c existieren receptive Felder vom Typ der "On- und Off-Center-Zellen", die durch Lichtpunkte aktiviert werden. Die Trennung der X- und Y-Kanäle wird beibehalten, wie auf der Ebene der Retina und des CGL (siehe Abbildung 7). Alle anderen Schichten sind komplexer, d.h. sie benötigen Stimuli von komplexerem Aufbau z.B. Linien, Balken oder Ecken. Dabei sind zwei Zelltypen vorherrschend, der einfache und der komplexe Zelltyp (in Abbildung 6 dargestellt). Eine Zelle vom einfachen Zelltyp erhält die Information von 4 oder mehr Zellen der Schicht 4, die eine ähnliche Verteilung der aktivierenden und der

hemmenden Zonen zeigen und eine ähnliche Position auf der Retina haben, aber entlang einer vertikalen, horizontalen oder schrägen Linie auf der Retina leicht versetzt sind. Daraus resultiert eine spezifische Achsenorientierung des rezeptiven Feldes. Jede Position auf der Retina wird für jede Orientierungsachse repräsentiert.

Die rezeptiven Felder des komplexen Zelltyps sind wesentlich größer als die rezeptiven Felder des einfachen Zelltyps und zeigen ebenfalls eine spezifische Achsenorientierung. Eine komplexe Zelle erhält die Information von mehreren einfachen Zellen mit gleicher Achsenorientierung und gleicher Verteilung von aktivierenden und hemmenden Zonen, die eine leicht unterschiedliche Position auf der Retina haben.

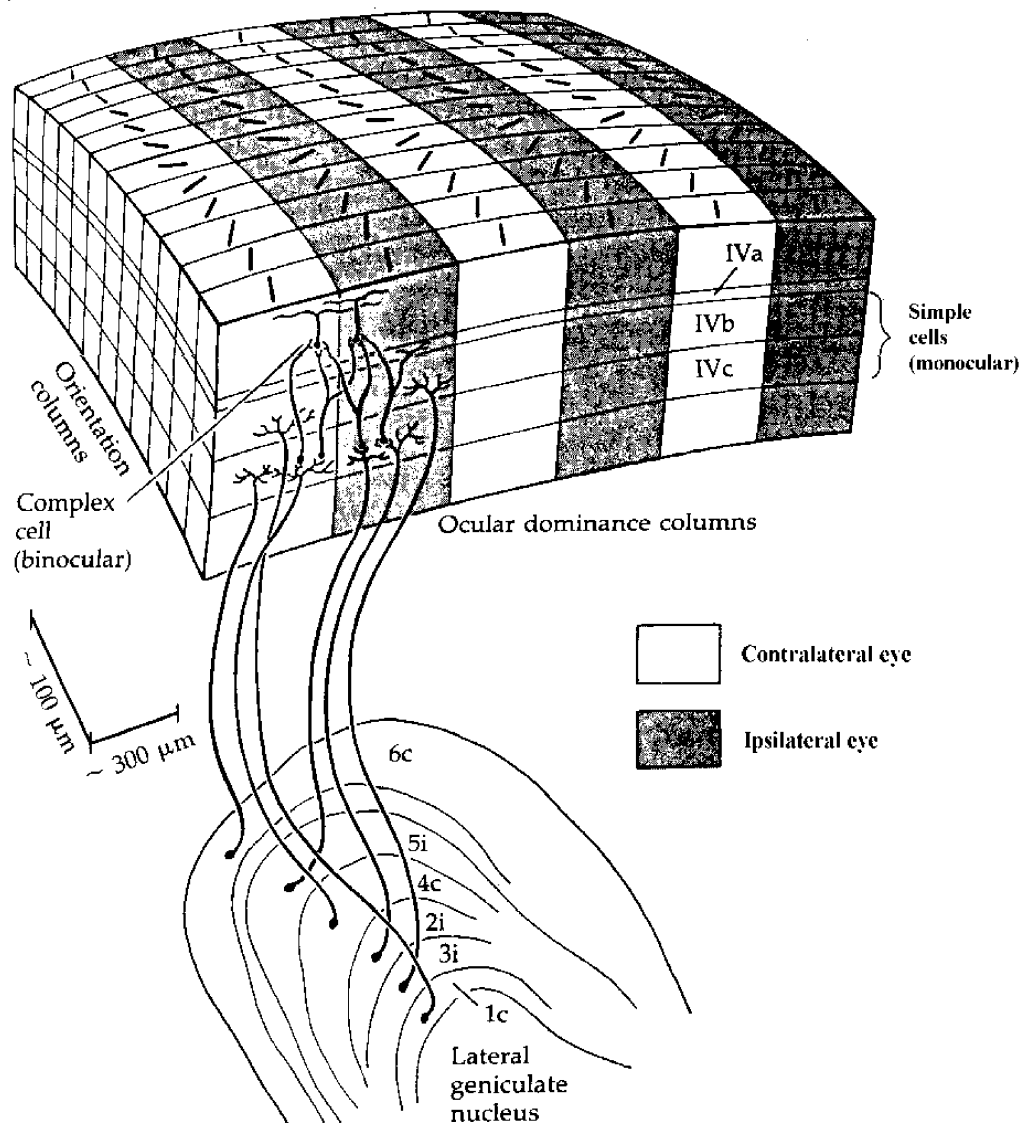
Durch eine spezielle Anordnung von Zellen vom einfachen und komplexen Typ entstehen orientierungsspezifische Säulen. Diese reichen von der Oberfläche bis zur weißen Substanz. Jede Säule enthält in der Schicht 4c konzentrische rezeptive Felder. Ober- und unterhalb der Schicht 4c liegen Zellen vom einfachen Typ mit fast identischer retinaler Position und identischer Achsenorientierung. Jede Säule enthält ebenfalls Zellen vom komplexen Typ, die ihre Informationen von der Zelle vom einfachen Typ in der Säule erhalten.

In Abbildung 6 ist die Beziehung zwischen okulärer Dominanz und orientierungsspezifischen Säulen dargestellt. Schraffiert sind die Areale der primären Sehrinde einer Hemisphäre dargestellt, die die Information aus dem gleichseitigen Auge aufnehmen. Die Informationen aus dem gleichseitigen und dem gegenüberliegenden Auge kommt direkt nebeneinander zu liegen. Die Orientierungsspezifität wird dabei in Form von hintereinanderliegenden Richtungssäulen gewährleistet. Zusätzlich ist die Aufteilung der Schichten des CGL nach ipsi- und kontralateral dargestellt.

### **Weitere kortikale Areale**

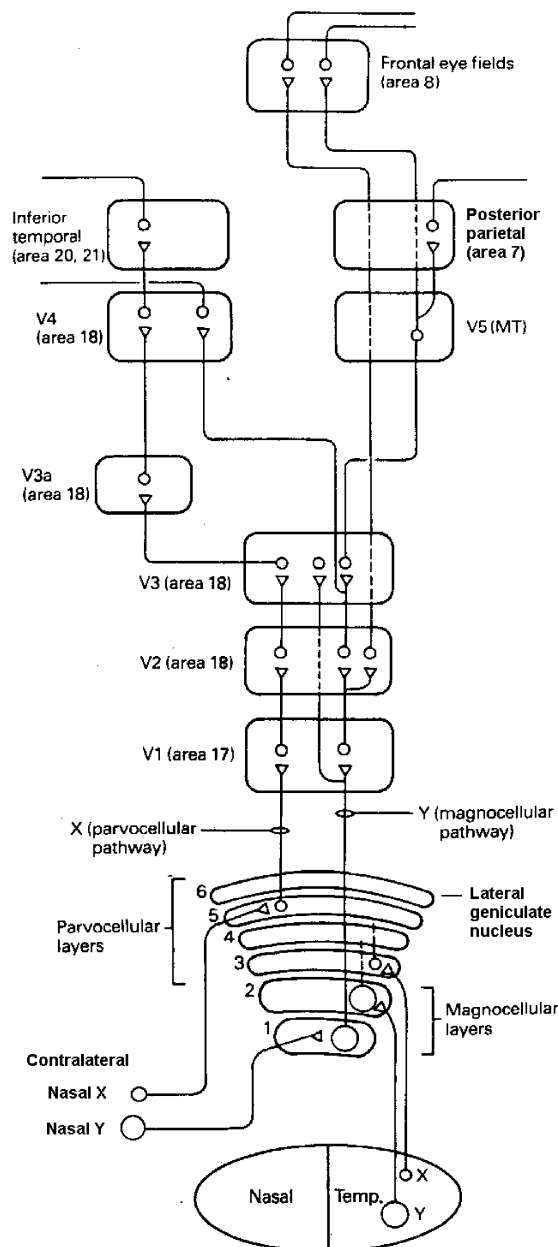
Zusätzlich zur primären Sehrinde existieren im visuellen Kortex auch sekundäre Verarbeitungszentren, die sogenannten Assoziationsfelder Area 18 und 19. Sie werden auch als peristriatale Areale bezeichnet. Eine Verbindung von Area 17, vom Typ des X-Pfades, projiziert zu V2, dann zu V3, V3A, V4 und zum Inferior-Temporal-Lappen (siehe Abbildung 7). Dieser Pfad verarbeitet Informationen über Formen und Farben. Der andere Pfad, entsprechend dem Y-Pfad, projiziert von der Area 17 zu V2 und zu V3, dann zu V5 und zum posterioren parietalen Kortex

(siehe Abbildung 7). Dieser Pfad verarbeitet Informationen über Bewegungen und Aufmerksamkeitsaspekte eines Stimulus.



**Abbildung 6:** Beziehung zwischen okulärer Dominanz und orientierungsspezifischen Säulen der Sehrinde. Ein Beispiel für eine komplexe Zelle ist in der obersten Schicht dargestellt, sie erhält ihre Information von zwei einfachen Zellen mit unterschiedlicher okulärer Dominanz bei gleicher Orientierungsspezifität (Kuffler "From Neuron to Brain" 1984).





**Abbildung 7:** Darstellung der Sehbahn nach van Essen (1979), zwei Schlüsselfaktoren des Aufbaus betonend. Zum einen existieren unterschiedliche Ebenen, die eine Hierarchie des Verarbeitungsprozesses darstellen. Zum anderen gibt es Hauptverarbeitungswege, wodurch Aspekte der visuellen Information parallel verarbeitet werden können. Zwei dieser Hauptverarbeitungswege konnten identifiziert werden. Der X (kleinzellige) Pfad und der Y (großzellige) Pfad. Der X-Pfad verarbeitet Detail, Form und Farbe, der Y-Pfad Bewegung, visuelle Aufmerksamkeit und große Reize (Kandel & Schwartz "Principles of Neural Science" 1991).

## **2.2 Funktionelle Grundlagen der Verarbeitung des Noniusreizes im visuellen System**

Im folgenden Abschnitt soll die Verarbeitung des Noniusreizes im visuellen System erklärt werden. Speziell wird dargelegt, welche Bedingungen sich durch die funktionellen Grundlagen für die Verarbeitung des Noniusreizes ergeben.

Wie in den vorhergehenden Kapiteln beschrieben, wird der Noniusreiz bei Fixation auf der Fovea der Retina auf dem Kopf stehend und seitenverkehrt abgebildet. Die Information wird an die MC- und PC-Ganglienzellen weiter gegeben.

Ob eher MC- oder PC-Zellen an der Informationsverarbeitung beteiligt sind, ist kontrastabhängig. Lee et al. (1995) führten eine parafoveale Stimulation der Retina von Affen durch geblitzte Noniusmuster durch. Bei hohen Kontrasten produzierten der MC- und der PC-Pfad ein adäquates Signal. Bei niedrigem Kontrast war das Positionssignal der MC-Pfad-Zellen genauer. Bei einem Kontrast kleiner als 20% schien nur der MC-Pfad fähig, die Noniusleistung aufrecht zu erhalten. Ich habe im Bereich der Kontrastsättigung gearbeitet.

Das Verhältnis von MC zu PC-Zellen ist im peripheren und zentralen Bereich der Retina identisch. Daher ist davon auszugehen, daß die beschriebenen Befunde auch bei zentraler Stimulation auftreten, wie ich sie durchgeführt habe.

Von den Ganglienzellen wird die Information in das CGL geleitet und in die Schicht 4c des Striatums an die einfache und komplexe Zelle einer Orientierungssäule weitergeleitet. Durch den säulenartigen Aufbau der Sehrinde ergeben sich für das Noniuslernen spezielle Befunde.

Poggio, Fahle und Edelman (1991) beschreiben bei Lernexperimenten mit Noniuslinien keinen Transfer der besseren Diskriminierungsfähigkeit bei unterschiedlicher Retinaposition des Reizbildes, keinen Transfer bei Änderung der Orientierung des Reizes und wenig interocularen Transfer.

Die Informationen innerhalb der Orientierungssäulen stammen, wie im Kapitel 2.1 beschrieben, von einem umschriebenen Fleck auf der Retina, folglich findet keine Übertragung einer von einem bestimmten Bereich auf der Retina erworbenen besseren Diskriminierungsfähigkeit auf einen anderen Bereich statt.

Beim Training mit einem horizontalen Reiz erfolgt die Verarbeitung in den Säulen für die horizontale Orientierung. Wird dabei eine bessere Diskriminierungsfähigkeit erworben, geschieht dies durch Modifikation der Synapsen innerhalb der Säule. Eine bessere Diskriminierungsfähigkeit bleibt somit auf die trainierte

Orientierung beschränkt und kann nicht auf eine andere Orientierung übertragen werden.

Die komplexen Zellen einer Säule stehen, wie in Abbildung 6 beschrieben, mit dem ipsi- und dem kontralateralen Auge in Verbindung. Eine durch Training des rechten Auges erworbene bessere Diskriminierungsfähigkeit bleibt bei der Bestimmung der Schwelle mit dem linken Auge erhalten. Eine Übertragung konnte stattfinden, da die komplexe Zelle mit den einfachen Zellen gleicher Orientierung von beiden Augen in Verbindung steht.

## **2.3 Wahrnehmungsschwellen**

Der Begriff der Wahrnehmungsschwelle soll anhand der normalen Sehschärfe erklärt werden. Die Sehschärfe (Visus) dient der Beurteilung des Sehvermögens. Bei der Sehschärfeprüfung werden Landoltringe benutzt, deren Öffnung bei einem bestimmten Abstand (Sollabstand) unter 1 Winkelminute gesehen wird. Bei einem fehlsichtigen Auge entspricht dieser Abstand nicht dem Sollabstand, der Visus wird als Ist-Abstand / Soll-Abstand berechnet. Der Fehlsichtige kann selbst oft nicht beurteilen, ob er die Öffnung wirklich sieht oder rät. Dieses Problem besteht auch bei Wahrnehmungsexperimenten, deshalb muß eine Grenze festgelegt werden, die entscheidet, ob gesehen oder geraten wurde. Es ergibt sich ein Übergangsbereich zwischen gerade noch und nicht mehr Wahrnehmen. Der Mittelwert des unscharfen Bereiches ergibt die psychophysische Wahrnehmungsschwelle.

Wahrnehmung geschieht durch die Umwandlung des physikalischen Reizes in einen nervösen Reiz. Für die Verarbeitung nervöser Reize existieren ebenfalls Schwellen, die sogenannte elektrophysiologische Schwelle. Die Darstellung der Abhängigkeit der psychophysischen von der elektrophysiologischen Schwelle ist jedoch problematisch. Als Antwort auf eine Reizung von Sensoren, peripheren Nerven oder sensorischen Bahnen lassen sich im ZNS ereigniskorrelierte Potentiale registrieren. Ereigniskorreliert bedeutet, daß die Potentiale vor, während oder kurz nach einem Reiz im Elektroenzephalogramm meßbar sind. Klinisch wird beispielsweise ein visuell evoziertes Potential (VEP) genutzt, um die Funktion des afferenten visuellen Systems und der Area V1 zu beurteilen. Folglich ist sicher, daß das evozierte Potential diesen Strukturen zugeordnet ist. Es spiegelt jedoch in erster Linie nicht die Impulsaktivität (Aktionspotentiale), abhängig von den elektrophysiologischen Schwellen der Neurone subkortikaler visueller Zentren bis hin zur Retina, sondern die langsame synaptische Aktivität der Pyramidenzellen und

deren Dendriten der 1. und 2. kortikalen Schicht der Großhirnrinde wieder. Dabei wird die erste, frühe Potentialänderung (primär evoziertes Potential) dem kortikalen Projektionsfeld zugeordnet. Im Falle des visuellen Systemes entspricht dies der primären Sehrinde. Die anschließenden sekundär evozierten Potentiale werden einem ausgedehnten Kortexgebiet um das primäre Projektionsareal zugeordnet und hängen besonders von psychologisch subjektiven Vorgängen ab. Dies verdeutlicht noch mehr, wie unsicher eine Verbindung des sensorischen Reizes mit einer existierenden psychophysischen Schwelle und den elektrophysiologischen Schwellen subkortikaler und kortikaler visueller Zentren hergestellt werden kann.

Jedoch soll im Folgenden durch ein experimentelles Beispiel eine meßbare Abhängigkeit zwischen psychophysischer Schwelle und visuell evoziertem Potential verdeutlicht werden. Nach Levi et al. (1983) hängt die Amplitude des VEP von der Größe des Versatzes der Noniuslinien ab. Bestimmt man die Versatzgröße eines Noniusreizes, die hypothetisch gerade noch ein VEP auslösen würde, d.h. die Amplitude des VEPs geht gegen Null, erhält man eine elektrophysiologische Schätzung der Noniussehschärfe. Diese geschätzte Noniussehschärfe ist der psychophysisch gemessenen Schwelle ähnlich.

Anhand der psychophysischen Schwelle kann im Experiment Wahrnehmung mit objektiven Daten verglichen werden.

Entsprechend wird die Größe der Ratewahrscheinlichkeit der richtigen Antwort in einem Experiment berücksichtigt. Bei einem Experiment mit zwei Alternativen liegt die Ratewahrscheinlichkeit für die richtige Antwort bei 50%.

Wird zu 100% richtig geantwortet, ist sicher, daß der Proband den Reiz immer erkennt. Diese Grenze ist aber im Experiment nicht interessant, sondern Testungen an der Grenze der Wahrnehmung, wo eine Änderung der Wahrnehmung beobachtet werden kann, geben Aufschluß über die Struktur der Verarbeitungsmechanismen. Deshalb wird ein Bereich gewählt, der zwischen der Ratewahrscheinlichkeit und 100% richtiger Antworten liegt, z.B. 75%. Die Wahrnehmungsschwelle ist dabei der Signalwert, z.B. die Größe eines Versatzes, der zu 75% richtig erkannt wird.

## **2.4 Noniussehen**

Die Fähigkeit Versätze zu erkennen, die unter der üblicherweise zwischen zwei Punkten gefundenen Auflösungsgrenze von 1 Winkelminute liegen, wird als Übersehschärfe (Hyperacuity) bezeichnet.

Verantwortlich für die Auflösungsgrenze von 1 Winkelminute hielt man den Durchmesser der Sinneszellen des gelben Fleckes.

Westheimer (1982) zeigte, daß Schwellen weit unter diesem Bereich existieren. In seinem Experiment, in dem ein Versatz einer Linie von einer Hilfslinie weg gezeigt wurde, konnten die Probanden Differenzen bis zu 10 Winkelsekunden unterscheiden. Dies entspricht einem Drittel des Rezeptordurchmessers der Fovea. Demnach können nicht der optische oder anatomische Aufbau des Auges die Erklärung für die Übersehschärfe sein. Nach Levi et al. (1983) wird möglicherweise das Retinabild im Gehirn in einer feineren Auflösungsform zusammengesetzt.

## **2.5 Elektroencephalogramm (EEG)**

1875 gelang es R. Caton erstmals, von Säugetieren Hirnstromwellen abzuleiten. Hirnstromwellen sind nur sehr klein und inkonstant ableitbar. Deshalb fanden die Befunde nur wenig Beachtung. Es dauerte noch 50 Jahre bis H. Berger 1924 zum ersten Mal bei einem Menschen Hirnströme registrierte. Nachdem er fünf Jahre lang seine Ergebnisse überprüft hatte, publizierte er 1929 erste Ergebnisse und bezeichnete die Hirnstromkurven als Elektroenzephalogramm (Neuendörfer 1995).

Der Entstehungsmechanismus des Elektroenzephalogramms (EEG) läßt sich folgendermaßen beschreiben. Die Hirnströme, die im EEG erfaßt werden, stammen aus der Hirnrinde, dem Gewebe direkt unter den Hirnhäuten und der Schädeldecke. Potentialquellen des EEGs sind dabei vorwiegend postsynaptische Potentiale. Sie erzeugen Spannungen, die in der Größe von einigen Mikrovolt durch Elektroden auf der Schädeldecke abgegriffen werden. Es existieren zwei Ableitungsarten, die unipolare und die bipolare Form. Bei der unipolaren Ableitung werden Spannungsdifferenzen zwischen den Elektroden und einer gemeinsamen Referenzelektrode abgegriffen. Bei der bipolaren Ableitung werden Potentialdifferenzen zwischen benachbarten Elektroden abgegriffen. Beide Ableitungsarten sind abhängig von der Referenzelektrode. Im Kapitel 3.3.2 im Abschnitt Potentialkartenserien wird geschildert, wie Aussagen unabhängig von der Referenzelektrode gemacht werden können.

Die rhythmische EEG-Aktivität wird in  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\theta$  und  $\delta$ -Frequenzen unterteilt. Die Potentialschwankungen werden hauptsächlich durch den Wachheitsgrad bestimmt. Als Alphaband bezeichnet man Wellen mit der Frequenz von 8 bis 13 Hz, die im entspannten Wachzustand mit geschlossenen Augen über der hinteren Kopffregion auftreten. Werden die Augen geöffnet, andere Sinnesorgane gereizt oder eine

Denkaufgabe gelöst, verschwinden die  $\alpha$ -Wellen und  $\beta$ -Wellen mit einer Frequenz größer als 13 Hz treten auf. Das Thetaband, Wellen mit der Frequenz zwischen 4 und 8 Hz, stellt das normale hervorstechende Frequenzband des kindlichen EEG dar. Beim Erwachsenen läßt sich das Thetaband unter Hyperventilation, Müdigkeit und in der Einschlafphase ableiten. Das Deltaband enthält Frequenzen kleiner als 4 Hz und findet sich ebenfalls als normales Frequenzband im EEG bei Säuglingen, Kindern und Jugendlichen. Beim Erwachsenen tritt es auch bei Hyperventilation auf und findet sich zusätzlich im Tiefschlafstadium.

## **2.6 Visuell evozierte Potentiale (VEP)**

Als es R. Caton zum ersten Mal gelang, Hirnströme bei Tieren abzuleiten, entdeckte er gleichzeitig eine Änderung der Hirntätigkeit durch visuelle Stimulation und bezeichnete diese als visuell evozierte Potentiale. H. Berger fand beim Menschen eine deutliche Reagibilität des okzipitalen Rhythmus auf Lichtreize. Die Einführung der Mittelungstechnik durch Dawson (1954) führte zur Hervorhebung evozierter Potentiale aus dem EEG (Lowitzsch, Maurer & Stöhr 1990).

Die Amplitude eines derartigen Potentials ist sehr klein und beträgt für visuell evozierte Potentiale 5 bis 10  $\mu$ V. Die Potentiale sind mit der spontanen hirnelektrischen Aktivität vermischt und lassen sich bedingt durch ihre Größe ohne Mittelung nicht erfassen.

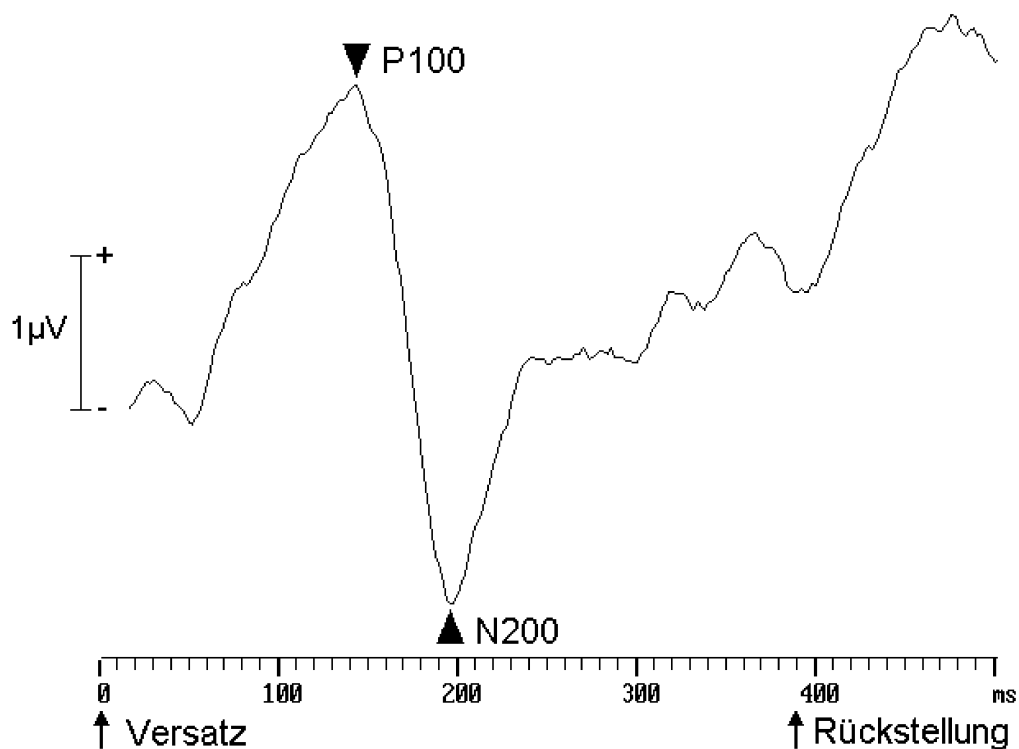
Die Mittelungstechnik beinhaltet ein zeitlich koordiniertes Aufsummieren der EEG-Abschnitte nach Präsentation eines Sinnesreizes. Das gewonnene Potential hat einen charakteristischen Kurvenverlauf und stellt eine Integration einer großen Zahl simultan erregter Neurone dar. Die Synchronität in der Erregungsfortleitung und die Zahl erregter Neurone spielt für die Amplitude der Antwort eine entscheidende Rolle.

Eine Möglichkeit der Kennzeichnung eines VEPs ist, die auftretenden negativen und positiven Amplituden getrennt durchnummerieren und entsprechend mit N1, P1, N2, P2 usw. zu bezeichnen. Die stabilsten Elemente sind eine positive Amplitude P2 bei ca. 100 ms (auch als P 100 bezeichnet) und eine negative Amplitude N3 bei ca. 140 bis 200 ms (auch als N 200 bezeichnet). Insgesamt halten die Potentiale bis ca. 250 ms nach Präsentation des Reizes an.

Die Potentiale setzen sich überwiegend aus Signalen der Sinneszellen des zentralen Retinafeldes zusammen. Der Verlauf der Potentialkurven wird durch den Kontrast, die Leuchtdichte, die Größe und zeitliche Abfolge des Reizes beeinflusst. Da

nach Präsentation eines Reizes Potentiale über ca. 250 ms nachweisbar sind, werden diese durch einen erneuten Reiz vor Ablauf der 250 ms ebenfalls beeinflusst. Bei mehr als vier Reizen pro Sekunde mißt man Steady-State-VEP, d.h. die Rindenneurone kehren zwischen den Reizen nicht in ihren Ruhezustand zurück und es kommt zur Überlagerung der Potentiale. Transiente VEP sind dagegen die Antwort auf Einzelreize, zwischen denen die Neurone eine ausreichende Ruhephase hatten.

Wichtige Parameter eines VEP sind Latenz und Amplitude. Die Latenz definiert dabei die Zeit zwischen dem Auftreten des Reizes und dem Antwortgipfel. Die Amplitude kann als Spannungsdifferenz zwischen der Nulllinie und einem positiven oder negativen Gipfel gemessen werden, um eventuelle Änderungen der Amplituden des positiven oder negativen Gipfels getrennt erfassen zu können. Ein Beispiel für ein VEP ist in Abbildung 8 dargestellt.



**Abbildung 8:** Visuell evoziertes Potential mit einer Elektrode occipital in der Mitte ( Referenzelektrode frontal bei 30 % Nasion-Inion-Abstand) des Hinterkopfes gemessen während der wiederholten Präsentation des Noniusreizes (600 Mittelungen), der in Abbildung 12 dargestellt ist. Die Reizdarbietung erfolgte mit einer Frequenz von 1,3 Hz. Ein charakteristischer Kurvenverlauf zeigt sich dabei während der ersten 500 ms. Zum Zeitpunkt 0 ms erfolgte der Versatz der Linien, zum Zeitpunkt 385 ms die Rückstellung.

## **3 Material und Methodik**

### **3.1 Versuchsaufbau und Ablauf**

#### **3.1.1 Lernexperiment mit einem festen Versatz (Experiment 1)**

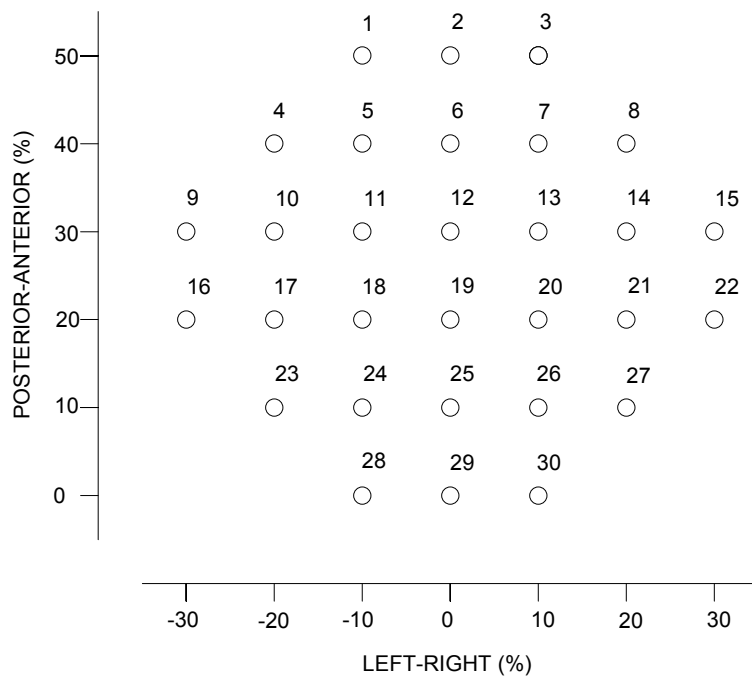
Zunächst wurden bei jedem Probanden einige Voruntersuchungen unternommen. Der Visus wurde mit Landoltringen für beide Augen einzeln bestimmt, um sicherzustellen, daß ein ausreichender Visus von  $\geq 0,8$  vorlag. Zusätzlich wurde bei allen Versuchspersonen die Farbsehtüchtigkeit mit dem "15 HUE DESATURATION de LANTHONY selon FARNSWORTH-MUNSELL"-Test untersucht. Darüber hinaus wurde die Stereotüchtigkeit mit dem TNO (test for stereoscopic vision, 5. Auflage) bestimmt und die Händigkeit mit Hilfe von Fragebögen (Oldfield 1971) festgehalten. Ansonsten wurde keine Vorauswahl getroffen, sondern ungeübte, gesunde Personen untersucht.

Im Anschluß an die Voruntersuchungen wurden die Elektroden für den elektrophysiologischen Teil des Experimentes über dem Hinterkopf angebracht.

Bevor die Elektroden mit einer Elektrodenpaste befestigt wurden, wurde die Kopfhaut an der Stelle aufgeraut, um den Widerstand möglichst gering zu halten. Insgesamt wurden 30 Elektroden über dem Hinterkopf in sechs horizontalen Reihen angebracht. Das international bekannte 10-20-System wurde leicht modifiziert.

Die Anordnung ist in der Abbildung 9 dargestellt. Die unterste Elektrodenreihe mit den Elektroden 28, 29 und 30 wurde über dem Inion, eine tastbare Erhebung der Schädeldecke in der Mitte des Hinterhauptes kurz über dem Haaransatz, geklebt. Jede weitere Reihe wurde mit einem Abstand, der 10 % des Nasion-Inion-Abstandes entsprach, darüber und daneben angebracht, so daß der Abstand der vordersten Reihe 50 % des Nasion-Inion-Abstandes entsprach und die mittlere Elektrode dieser Reihe an der Cz-Position des internationalen 10-20-Systems angebracht war. Die mittlere Elektrode der zweiten Reihe von occipital entsprach der Oz-Position. Die Referenzelektrode und die Erdelektrode wurden in der Mitte der 3. obersten Reihe entsprechend Pz angebracht. Als Nasion bezeichnet man die Nasenwurzel.





**Abbildung 9:** Elektrodenanordnung über dem Hinterkopf. Zusätzlich ist das Koordinatensystem zur Angabe der Lage der Zentroide angegeben. Die X-Achse zeigt die Zentroidposition in Links-Rechts-Richtung, die Y-Achse in Posterior-Anterior-Richtung. Die Elektrode 29 über dem Inion liegt dabei auf dem Nullpunkt der X- und Y-Richtung.

Zusätzlich wurde zur Erfassung von eventuell systematisch auftretenden Augenbewegungen ein Elektrooculogramm aufgezeichnet, indem eine Elektrode oberhalb, unterhalb und rechts seitlich des rechten Auges und eine weitere links seitlich des linken Auges befestigt wurden. Nachdem alle Elektroden angebracht waren, wurden die Übergangswiderstände jeder Elektrode zur Kopfhaut gemessen, diese sollten bei möglichst gleichen Werten unterhalb von 10 k $\Omega$  liegen.

Danach wurde die Versuchsperson in einen abgedunkelten Raum im Abstand von 1,50 m vor einen Oszillographen gesetzt. Der Kopf wurde in eine Kinnstütze gelegt, um Bewegungsartefakte und Muskelartefakte der Nackenmuskulatur im EEG möglichst gering zu halten. Die Haltevorrichtung war auf einem kleinen Tisch montiert, so daß zusätzlich auch Hände und Arme abgestützt werden konnten. Der Proband fixierte den Monitor beidäugig.

Der Ablauf des nun folgenden Experimentes wurde in eine Schwellenmessung und eine Lernphase für beide Orientierungen unterteilt. Zunächst erfolgte die Testung zur Bestimmung der individuellen horizontalen Schwelle, danach war eine horizontale Lernphase angeschlossen, in der parallel das EEG gemessen und im

Anschluß erneut die Schwelle bestimmt wurde. Danach wurde das Oszilloskop um 90° nach rechts gekippt, so daß die Noniuslinien nun vertikal standen und der bisherige Testverlauf in vertikaler Orientierung wiederholt. Bei 50% der Probanden wurde mit der vertikalen Orientierung begonnen. Der Ablauf ist in Abbildung 10 zu sehen.

<b>Schwelle 1 Horizontal</b>	<b>5 min</b>
<b>VEP Horizontal 1. Hälfte</b>	<b>12,5 min</b>
<b>VEP Horizontal 2. Hälfte</b>	<b>12,5 min</b>
<b>Schwelle 2 Horizontal</b>	<b>5 min</b>

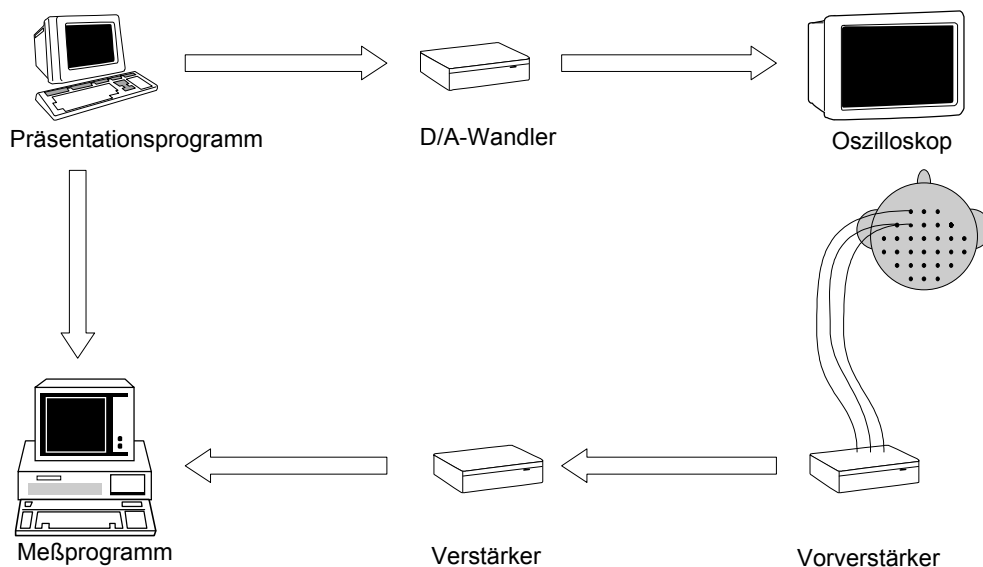
  

<b>Schwelle 1 Vertikal</b>	<b>5 min</b>
<b>VEP Vertikal 1. Hälfte</b>	<b>12,5 min</b>
<b>VEP Vertikal 2. Hälfte</b>	<b>12,5 min</b>
<b>Schwelle 2 Vertikal</b>	<b>5 min</b>

**Abbildung 10:** Zeitlicher Ablauf von Experiment 1. Im oberen Block ist der Ablauf der horizontalen Messung dargestellt, im unteren Block entsprechend die vertikale Messung. Zu Beginn und am Ende erfolgte jeweils die Schwellenbestimmung. Zwischen der Schwellenbestimmung fand das Training in 2 großen Blöcken mit je 600 Stimuluspräsentationen statt.

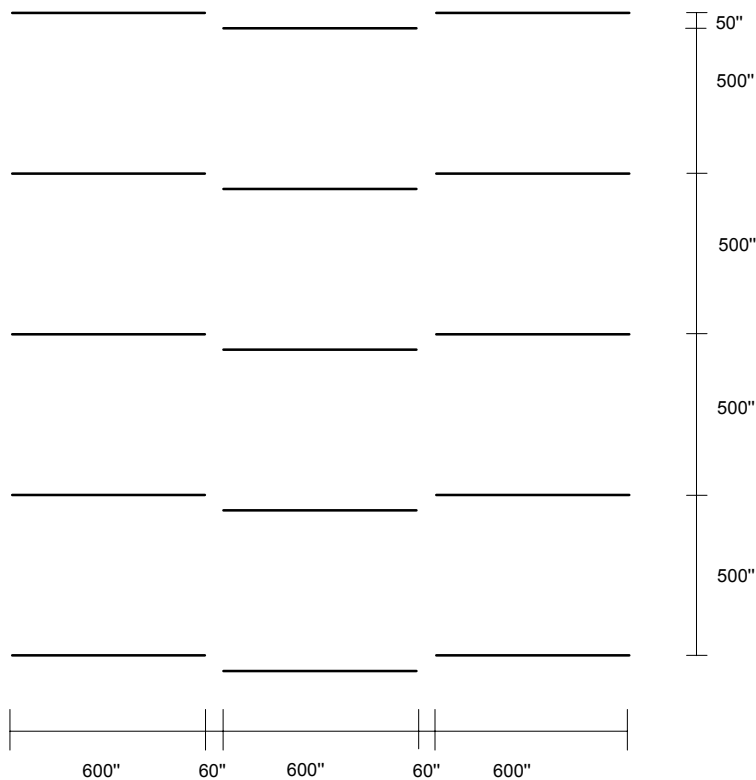
### 3.1.1.1 Schwellenmessung

Der schematische Aufbau der Meßvorrichtung ist in Abbildung 11 dargestellt. Dem Probanden (durch ein Kopfschema dargestellt) wurden über 30 Elektroden Potentiale von der Kopfoberfläche abgeleitet und verstärkt an einen Meßrechner weitergegeben. Die Noniuslinien wurden auf einem Oszillographen vom Typ HP 3 präsentiert, der von einem Atari 1040 ST über zwei 16-bit D/A-Wandler angesteuert wurde. Bei der Präsentation einer Verschiebung der Noniuslinien wurde gleichzeitig ein Triggersignal an den Meßrechner gegeben und das EEG aufgezeichnet.



**Abbildung 11:** Allgemeine Versuchsanordnung. Dem Probanden wurden auf einem Oszilloskop Liniensätze nach oben oder unten angeboten. Gleichzeitig werden über 30 Elektroden (Anordnung siehe Abbildung 26) Potentiale von der Kopfoberfläche abgeleitet und verstärkt an einen Meßrechner weitergegeben. Das Oszilloskop wird durch ein Präsentationsprogramm über einen D/A-Wandler angesteuert. Bei der Präsentation einer Verschiebung wird gleichzeitig ein Triggersignal an den Meßrechner gegeben.

Das Reizbild bestand für die horizontale Orientierung aus drei nebeneinander stehenden Blöcken von jeweils fünf untereinander angeordneten horizontalen Linien. Jede der insgesamt 15 Linien war im Betrachtungsabstand 600 Winkelsekunden lang, 60 Winkelsekunden breit und 60 Winkelsekunden in horizontaler Richtung und 500 Winkelsekunden in vertikaler Richtung von der nächsten Linie getrennt. Der genaue Aufbau mit Längenangaben ist in Abbildung 12 dargestellt.



**Abbildung 12:** Darstellung der Noniuslinien, die den Probanden gezeigt wurden. Es wurden 3 Blöcke nebeneinander gezeigt, die jeweils aus 5 untereinander angeordneten Linien bestanden. Die Länge der Noniuslinien betrug 600'', der Abstand in horizontaler Richtung 60'' und in vertikaler Richtung 500''.

Zu diskriminieren war ein geringer Versatz (im Winkelsekundenbereich) der fünf Linien des mittleren Blockes gegenüber den benachbarten Blöcken. Es ergab sich somit eine Verschiebung der mittleren Linie von einer Hilfslinie weg, die durch die benachbarten Linien vorgegeben war. Aufgrund dieses speziellen Aufbaus handelte es sich um einen Noniusreiz (siehe Kapitel 2.3 Noniussehen).

Die Beobachter bekamen zwei Antworttasten in die Hand und mußten entscheiden, in welche Richtung die angebotene Verschiebung erfolgte und ihre Entscheidung durch einen entsprechenden Tastendruck signalisieren. Bei einer falschen Antwort ertönte zur Korrektur ein Ton.

Der Linienversatz erfolgte sequentiell, wobei der Stimulus nur für 500 ms präsentiert wurde und der Proband maximal zwei Sekunden Zeit für die Antwort bekam. Insgesamt erschienen maximal 60 Versätze, wobei immer mit 50 Winkelsekunden begonnen und im PEST-Verfahren die Schwellen (in Schritten von 3 Winkelsekunden) bestimmt wurden.

Zwischen den einzelnen Darbietungen wurden die Ecken eines Rechteckes der Größe  $3^\circ \times 4^\circ$  als Fixationshilfe gezeigt. Die Präsentation von 60 Versätzen dauerte ca. 5 Minuten, wobei ein Versatz einer bestimmten Größe auch mehrmals gezeigt wurde.

#### **3.1.1.2 PEST Parameter**

Das PEST-Verfahren (Parameter Estimation by Sequential Testing) von Taylor & Creelman (1967) ermöglicht eine effiziente Schätzung einer unabhängigen Variablen. In meinem Experiment war die Schwelle für die Diskriminierungsfähigkeit von Noniusversätzen zu schätzen. Die Testung wurde mit einer willkürlich gewählten Versatzgröße von 50 Winkelsekunden begonnen. Verschiebungen im Bereich von 50 bis 100 Winkelsekunden sind bei einem normalen Visus deutlich erkennbar, deshalb mußte dieser Bereich zur Bestimmung der Schwelle nicht getestet werden. Nach wenigen Stimuluspräsentationen wurde eine Zwischenauswertung der angebotenen Versatzgrößen zur Bestimmung der aktuellen Schwelle vorgenommen. Anschließend wurde mit Versatzgrößen im Schwellenbereich weiter getestet. Dadurch wurden umfangreiche Testungen oberhalb der Schwelle des Probanden vermieden und Zeit gespart.

Das Minimum des Versatzes innerhalb eines Durchgangs lag bei 3 Winkelsekunden. In der Literatur wird die Grenze für sichtbare Versätze übereinstimmend bei 3 Winkelsekunden beschrieben und in meinen Vorversuchen wurden 3 Winkelsekunden nicht unterschritten. Eine Startschrittweite von 3,0 Winkelsekunden wurde gewählt, um möglichst schnell an der Schwelle testen zu können und eine Stoppschrittweite von 0,1 Winkelsekunden war zur Bestimmung der Schwelle genau genug. Nach maximal 60 Darbietungen erhielten wir so die Schwelle jedes einzelnen Probanden.

#### **3.1.1.3 Lernphase**

Im Anschluß an die erste Schwellenbestimmung einer Orientierung erfolgte eine Lernphase, wobei der Beobachter das gleiche Monitorbild wie bei der Schwellenbestimmung betrachtete. Unterschiedlich war jedoch, daß die mittlere Spalte kontinuierlich um den festen Betrag von 50 Winkelsekunden, also deutlich im überschwelligen Bereich, nach oben oder unten mit der Frequenz von 1,3 Hz versetzt wurde. Um ein visuell evoziertes Potential zu erhalten, waren wir gezwungen, mit deutlich überschwelligen Reizen zu arbeiten. Die Lernphase gliederte sich in 12 Blöcke von je 80 s Dauer, wobei ca. 100 Verschiebungen je Block gezeigt

wurden. Mit einer Wahrscheinlichkeit von 20% erfolgte der Versatz nach oben. Um während der Messung des EEGs in der Lernphase keine Bewegungsartefakte zu erhalten, konnte die Versuchspersonen nicht durch einen Tastendruck mitteilen, in welche Richtung sie den Versatz gesehen hatte. Die Anzahl der Versätze, die nach oben bzw. rechts gesehen wurden, wurden in Gedanken mitgezählt. Die konzentrierte Fixation und der Grad der Aufmerksamkeit des Probanden konnte so überwacht werden. Die Antwort am Ende eines Blockes wurde, wenn nötig, korrigiert und dokumentiert.

#### **3.1.1.4 VEP Parameter**

Ein VEP kann durch unterschiedliche Reizarten generiert werden. Im wesentlichen wird zwischen Leuchtdichte- und Kontraständerung unterschieden .

In meinem Experiment wurde das VEP durch einen Kontrastreiz ausgelöst. Bei Reizung über eine Kontraständerung kommt es zur Erregung der On-Off-Neuronsysteme der rezeptiven Felder der Ganglienzellen der Retina (siehe theoretische Grundlagen 2.1 Retina). Die rezeptiven Felder sind im gelben Fleck am kleinsten, deshalb muß bei fovealer Reizung die Größe des Reizes entsprechend gewählt werden. Bei Reizung mit einem Muster einer Kantenlänge von 10 bis 20 Winkelminuten wird die größte VEP-Amplitude erzielt. Große VEP-Amplituden erleichtern die weitere Auswertung der Daten. Deshalb arbeitete ich mit Noniuslinien mit einer Kantenlänge von 600 Winkelsekunden (entspricht 10 Winkelminuten). Die Amplitude der Probanden lag zwischen 0,5 und 2 Mikrovolt. Dabei wurden die größten Amplituden bei Frauen gemessen, jedoch lagen die Amplituden im Mittel bei den Frauen nicht signifikant höher als bei den männlichen Probanden.

Zusätzlich ist die Amplitude abhängig vom Helligkeitskontrast, ab 30% spricht man von einer Kontrastsättigung, da die Amplitude dann maximal ist und mit weiterer Kontraststeigerung nicht mehr ansteigt. Ich arbeitete mit einer Kontrastsättigung von 93%. Die Leuchtdichte der Noniuslinien betrug annähernd 20 cd/m<sup>2</sup>, die Umfeldleuchtdichte 0,7 cd/m<sup>2</sup> und die Raumleuchtdichte 1,0 cd/m<sup>2</sup>.

Bei Reizung im Bereich des gelben Fleckes reizt man hauptsächlich die Zapfen, die dort am dichtesten stehen und löst so ein photopisches VEP aus. Damit in einem abgedunkelten Raum keine Adaptation und Umschaltung auf das skotopische Sehen der Stäbchen stattfindet, muß eine geringe Raumleuchtdichte gewahrt werden.

Desweiteren ist die Amplitude visusabhängig, pro Dioptrie zeigt sich eine Verringerung um 30%. Deshalb war ein Visus von 0,8 Voraussetzung für die Teilnahme an meiner Messung, Brillenträger wurden mit Brille gemessen. Da ab dem 55. Lebensjahr eine Latenzzunahme beschrieben wird, wählte ich Probanden im Alter von 17 bis 43 Jahren.

Manche Versuchspersonen produzierten phasenweise starke  $\alpha$ -Wellen, da diese ebenfalls das VEP beeinflussen können, wurden diese Phasen herausgeschnitten. Da eine Vigilanzsteigerung zur Amplitudenzunahme führen kann (Lowitzsch, Maurer & Stöhr 1990), wurde Kaffee oder Schwarztee schon während des Anbringens der Elektroden serviert, um nicht während des Experimentes eine Amplitudenzunahme hervorzurufen.

Die Präsentation der Noniuslinien rief bei allen Probanden mit ausreichendem Visus bei einer Reizfrequenz von 1,3 Hz ein transientes VEP hervor.

### **3.1.2 Lernexperiment an der individuellen Schwelle (Experiment 2)**

Im vorhergehenden Experiment wurde im überschwelligen Bereich mit einem festen Versatz von 50 Winkelsekunden trainiert. Ein deutlich überschwelliger Reiz mußte gewählt werden, da die elektrische Hirnaktivität evoziert durch Noniuslinien eine geringe Amplitude aufweist und ein schlechtes Signal-Rausch-Verhältnis bei Reizen nahe der Schwelle besteht. Die Schwelle konnte so nur am Anfang und am Ende des Experimentes beurteilt werden. Wie sich die Schwelle während des Trainings über 25 Minuten veränderte, mußte bei diesem Versuchsablauf offen bleiben.

Um die Schwelle in kürzeren zeitlichen Abständen beurteilen zu können, wurde ein Lernexperiment an der individuellen Schwelle durchgeführt (Experiment 2). Hierbei wurden die Schwellen von sechs Personen (wie in Kapitel 3.1.1.1 Schwellenbestimmung beschrieben) psychophysisch kontinuierlich über einen Zeitraum von 25 Minuten für beide Orientierungen gemessen. Auch hier wurde bei jeder zweiten Person mit der vertikalen Reizorientierung begonnen.

Innerhalb dieser 25 Minuten, dies entspricht ungefähr dem Zeitraum von Experiment 1 für eine Richtung, konnte fünfmal die Schwelle anhand des PEST-Verfahrens bestimmt werden. Dies ermöglichte eine Beobachtung des Schwellenverhaltens über die Lernzeit.

### 3.2 Auswertung der psychophysischen Daten

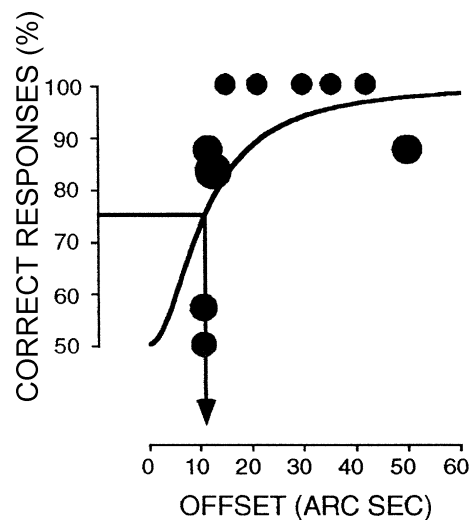
Zur Kontrolle der gewonnenen Daten sollte eine Relation zwischen der Größe des dargestellten Versatzes und der Entdeckungsleistung in Form einer psychometrischen Funktion hergestellt werden.

Dazu wurde das Datenmaterial, welches bei einer Versuchsperson anhand des PEST-Verfahrens erhoben wurde, mit einer Subroutine TFIT nach Harvey (1986) bearbeitet. Der Proband mußte sich nach jeder Versatzpräsentation entscheiden, in welche Richtung der Versatz ging. Die Daten pro Versuchsperson bestanden folglich aus der Größe des Versatzes der Noniuslinien, der Anzahl der Darbietungen dieser Größe und der Anzahl der richtigen Antworten. In dieser Reihenfolge wurden die Daten in die Subroutine eingegeben und die Parameter  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$  berechnet.

Nach Eingabe der Parameter  $\alpha$ , die Stimulusintensität, bei der die Steigung der Kurve maximal wird,  $\beta$ , die Steigung der Funktion und  $\gamma$ , die Ratewahrscheinlichkeit konnten die psychometrischen Kurven in dem Programm Mathematica erstellt werden. Die Schwelle entspricht der Versatzgröße, die zu 75% richtig gesehen wurde.

Zusätzliche definierte Punkte auf dieser Kurve sind als niedrigste Leistung das Rateniveau von 50% bei zwei alternativen Stimuli sehr schwacher Ausprägung und 100% Richtigantwort bei sehr starken Reizen. Abbildung 13 zeigt die Häufigkeit einer korrekten Antwort in Prozent bei einem Experiment mit zwei Alternativen als Funktion der Größe des Versatzes der Noniuslinien. In X-Richtung ist die Größe des Versatzes, in Y-Richtung der Prozentsatz der richtigen Antworten aufgetragen.





**Abbildung 13:** Die Abszisse zeigt die Größe des angebotenen Versatzes, auf der Ordinate ist der Prozentsatz richtiger Antworten aufgetragen. Die Anzahl der Darbietungen zu einem Versatz wird durch die Dicke der Punkte illustriert.

Die Punkte im Diagramm stehen für die erhobenen Meßwerte und repräsentieren das Verhältnis der richtigen Antworten zur Größe des Versatzes. Die Dicke der Punkte korreliert mit der Anzahl der Darbietungen eines Versatzes. Die psychometrische Funktion wurde jeweils vor und nach dem Lerntraining für die horizontale und vertikale Meßreihe einer Versuchsperson erstellt.

### 3.3 Auswertung der elektrophysiologischen Daten

#### 3.3.1 VEP

Die elektrische Hirnaktivität wurde simultan über 30 Kanäle über der occipitalen Kopf-

oberfläche wie in Kapitel 3.1.1 beschrieben abgeleitet. Das EEG wurde zwischen 0,16 und 70 Hz gefiltert und mit einer Rate von 500 Hz digitalisiert. Alle EEG-Daten wurden kontinuierlich auf die Festplatte geschrieben und gemittelte VEP wurden berechnet, nachdem die Daten von Artefakten befreit waren.

Artefakte sind Potentialänderungen, die anderen Ursprungs sind als das zu messende Biosignal. Man unterscheidet technische Artefakte, wie die Netzfrequenz von 50 Hz und biologische Artefakte, die beispielsweise durch Körperbewegungen entstehen. Abschnitte, die eine deutliche Einstreuung von Augenbewegungen

bis in die occipitalen Ableitungen zeigten und Abschnitte mit starken  $\alpha$ -Wellen wurden entfernt.

Um Lerneffekte herauszuarbeiten, verglichen wir die elektrische Hirnaktivität der ersten Hälfte mit der zweiten Hälfte der Messung. Es ergaben sich so zwei Paare von VEPs für jede Person in jeder Stimulusorientierung. Die Signifikanz des Lernens in der elektrophysiologischen Antwort wurde durch statistische Analyse der Amplitude und der Latenz der Daten festgelegt. Die Komponentenlatenz wurde festgelegt als die Zeit der größten Amplitude der negativen Komponente des VEPs zwischen einem Zeitfenster von 200 bis 300 ms.

### **3.3.2 Topographische Analysen**

#### **1. Potentialkartenserien**

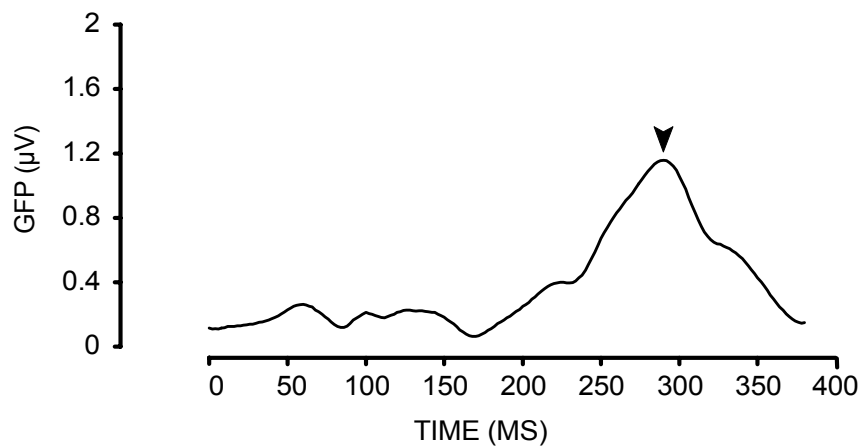
Weitere topographische Analysen wurden über die Verteilung der Daten über der Kopf-  
oberfläche der Versuchsperson erstellt. Potentialkartenserien wurden durch die Amplitudenwerte, die an den 30 Elektrodenorten erhalten wurden, konstruiert. So wurde die Verteilung der Felder elektrischer Hirnaktivität über der Kopfoberfläche zu jedem Zeitpunkt nach der Stimuluspräsentation gesammelt. Gemessen wurden die Spannungen zwischen den einzelnen Elektroden und den Referenzelektroden. Die Referenzelektroden wurden zentral in der Elektrodenanordnung gewählt (siehe Abbildung 9 Elektrodenposition 12), um die abzuleitende Spannung für die digitale 12-Bit Aufzeichnung möglichst gering zu halten. Die Mittelwertsreferenz errechnet sich aus dem Mittelwert der Spannung aller Kanäle und wird von jedem einzelnen Kanal subtrahiert. So können Aussagen unabhängig von der Referenzelektrode berechnet werden (Lehmann & Skrandies 1980). Voraussetzung für eine sinnvolle Berechnung der Mittelwertsreferenz ist eine ausreichende Anzahl an Elektroden. Mit der von uns gewählten Anordnung von 30 Elektroden ist dies gewährleistet. Die Kurven der 30 Kanäle können so wie beschrieben zu jedem Zeitpunkt als topographische Karten graphisch dargestellt werden. Die Form der Potentialverteilungen ist dann unabhängig von der Referenzelektrode. Von den Karten darf aber kein Rückschluß auf die exakte neuroanatomische Lokalisation der intrakraniellen Quelle erfolgen. Neuronale Massenaktivität produziert elektrische Felder, die an von der generierenden Quelle weit entfernten Elektrodenorten abgeleitet werden können. Dies konnte in einer Studie über unterschiedliche Abschnitte des visuellen Systems von Katzen gezeigt werden, in der die Aktivität einzelner Neurone und Potentialfelder verglichen wurden (Skrandies et al. 1978).

Der Vergleich von Karten bei unterschiedlichen Bedingungen kann genutzt werden, um auf Identität oder Nichtidentität der aktivierten Neuronenpopulation zu testen. Identische Karten sind daher von identischen oder nicht identischen Neuronenpopulationen hervorgerufen, während nicht identische Karten sicher von unterschiedlichen intrakraniellen Generatoren stammen.

## 2. Global Field Power (GFP)

Wir identifizierten Komponenten, indem für jedes Datenset die integrierte Feldstärke des evozierten Feldes zu jedem Zeitpunkt nach dem Stimulus berechnet wurde. Die resultierende GFP, globale Feldstärkenfunktion enthält alle abgeleiteten Elektroden und wird im allgemeinen genutzt, um Komponenten von evozierten Feldern zu identifizieren (Lehmann & Skrandies 1980). Die globale Feldstärke ist die räumliche Standardabweichung aller Elektroden vom Mittelwert, ein Maß für die gesamte elektrische Feldstärke. Dabei legt der Maximalwert der GFP die Latenz der hervorgerufenen Komponente fest. Große GFP-Werte weisen auf eine große neuronale Aktivität hin, d.h. auf ein Geschehen, daß sich vom allgemeinen Rauschen deutlich unterscheidet. Hohe GFP-Werte treten gleichzeitig mit stabilen Potentialfeldkonfigurationen auf. Entsprechend den vorhergehenden Ergebnissen konzentrierte sich unsere Analyse auf die Zeit zwischen 200 bis 300 ms vor gegenüber nach dem Training. Eine Auswertung zu verschiedenen Zeitpunkten innerhalb des Trainings wäre ebenfalls interessant gewesen, ist jedoch aufgrund eines zu schlechten Signal-Rauschverhältnisses schon nach einem Viertel der Zeit nicht möglich.

Ein GFP-Beispiel aus der Meßreihe ist in Abbildung 14 dargestellt.



**Abbildung 14:** GFP einer Versuchsperson während der zweiten 600 Präsentationen von Noniusversätzen in horizontaler Richtung . Zum Zeitpunkt 0 ms erfolgte der Versatz der Linien in horizontaler Richtung, zum Zeitpunkt 385 erfolgte die Rückstellung. Ein Maximum der GFP (durch einen Pfeil markiert) trat bei allen Probanden um 300 ms auf.

### 3. Zentroide

Topographische Effekte werden quantifiziert, indem die Position des positiven und des negativen Zentroides auf der Kopfoberfläche festgelegt wird. Dadurch werden die Haupteigenschaften der Potentialfeldverteilung beschrieben. Zentroide sind positive oder negative Ladungsschwerpunkte. Ihre Lokalisation wird in bezug auf die Position der Elektroden angegeben. In Abbildung 9 im Kapitel 3.1.1 ist die Lage der Zentroide in Prozentanteilen zu den Elektrodenpositionen aufgezeichnet. Der Nullpunkt liegt über dem Inion. Die Elektroden in einer Reihe sind im Abstand von 10 % der Entfernung vom Nasion zum Inion angebracht (siehe Text Kapitel 3.1.1). Entsprechend wird die Position der Elektroden rechts des Inions mit 10, 20 und 30 % und links des Inions mit -10, -20 und -30 % angegeben. Alle Elektrodenreihen oberhalb des Inions werden mit positivem Vorzeichen versehen und ihre Lokalisation entsprechend ihres Abstandes mit 10, 20, 30, 40 und 50 % bezeichnet.

Zur weiteren Auswertung untersuchten wir die Potentialkartenserien anhand von Abschnitten gleicher Potentialverteilungen (Mikrozustände) über der Kopfoberfläche nach einer Methode von König und Lehmann (1996), angewandt in einer Sprachverarbeitungsaufgabe. Diese Methode basiert auf der Beobachtung, daß Serien von zeitlich aufeinanderfolgenden Potentialkarten Abschnitte quasi stabiler Landschaften beinhalten und basiert zusätzlich auf der Überlegung, daß unterschiedliche Kartenlandschaften von unterschiedlichen neuronalen Generatoren

stammen und so unterschiedlichen Hirnfunktionen zuzuordnen sind. Anhand der Einteilung entsprechend der räumlichen Verteilung der Potentiale der Kartenserien über der Kopfoberfläche erhielten wir elf aufeinanderfolgende, unterschiedlichen Funktionen zugeschriebene, Mikrozustände, zu interpretieren als Stufen der Informationsverarbeitung des Gehirns, charakterisiert durch quasi stabile Kartenlandschaften. Die Zeitbereiche sind in der Abbildung 25 im Kapitel 4.2.3 dargestellt. Anhand dieser Mikrozustände konnte die Datenmenge reduziert werden und die Position des positiven und des negativen Zentroides vor gegenüber nach dem Lernen verglichen werden.

### **3.3.3 Abgrenzung gegenüber anderen Methoden**

Wegen der hohen zeitlichen Auflösung des EEG im Millisekundenbereich war diese Methode für meine Fragestellung die geeignetste, obwohl das EEG, wie oben beschrieben, nur eine sehr grobe räumliche Zuordnung zuläßt. Erstens sind die Elektroden in sehr großen Abständen im Bereich von 3 bis 4 cm angebracht, zweitens mißt man in einem Leiter, in dem keine Lokalisation möglich ist. Gelegentlich werden jedoch mit dem EEG zusätzliche Verfahren kombiniert, die dann z.B. ermöglichen, einen im EEG beschriebenen Anfallsherd, der medikamentös nicht beseitigt werden kann, operativ auszuschalten.

Verfahren mit einer guten anatomischen Lokalisation im Bereich von Millimetern sind die Positronen-Emissions-Tomographie (PET) und das Magnet-Resonance-Imaging (MRI). Die PET kombiniert die Computertomographie mit einer radioisotopischen Darstellung. So findet zusätzlich zu einer guten räumlichen Auflösung noch eine Funktionsdarstellung statt. Zur PET werden Radioisotope biologisch wichtiger Atome verwendet. Die Isotope werden in Substanzen wie Wasser, Glukose oder Aminosäuren eingebaut. Damit kann die Verteilung der jeweiligen Substanzen im Gehirn gemessen werden. Dabei steht beispielsweise die Glukoseverwertung eines Neurons in direkter Beziehung zu seiner Aktivität. So läßt sich ein unterschiedlicher Glukosegehalt der primären Sehrinde bei geschlossenen gegenüber geöffneten Augen darstellen. Für die Frage, ob sich die Verarbeitung eines optischen Reizes zeitlich oder räumlich während eines optischen Lernprogrammes verändert, ist eine Korrelation zur Glukoseverwertung nicht zu erwarten. Ebenfalls läßt sich das MRI nicht einsetzen. Im MRI werden Körperteile aufgrund ihrer unterschiedlichen chemischen Zusammensetzung getrennt. Ausschlaggebend ist dabei die Dichte und Relaxationszeit magnetisch erregter Wasserstoffkerne. So kann eine verstärkte Durchblutung, die durch bestimmte Formen des Denkens

hervorgerufen wird, gemessen werden. In meinem Experiment ist eine gleichmäßige Erhöhung der Durchblutung in primären und sekundären und assoziativen Verarbeitungszentren des visuellen Systemes zu erwarten, so daß eine weitere Identifizierung des Lernortes nicht möglich wird.

## **4 Ergebnisse**

### **4.1 Psychophysik**

#### **4.1.1 Schwellenbestimmungen in Experiment 1 und 2**

Anhand der Psychophysik läßt sich die Wahrnehmungsänderung erfassen, für die das elektrophysiologische Korrelat bestimmt werden soll. Die Wahrnehmungsänderung des Probanden kann durch die Betrachtung der Änderung der Schwellen gemessen werden.

Insgesamt wurden die Daten von 23 Personen, 10 Frauen und 13 Männer im durchschnittlichen Alter von 26,3 Jahren ausgewertet. Dabei sind die Daten von 20 Personen mit einem festen Versatz der Noniuslinien im Lernexperiment 1 wie unter 3.1.1 beschrieben gemessen worden und von 18 Personen in die Auswertung eingegangen. Die Daten einer Versuchsperson wurden wegen einem zu niedrigen Visus von 0,6 und die Daten eines weiteren Probanden aufgrund eines Defektes der Meßanlage nicht ausgewertet.

Zusätzlich wurden 6 Probanden an der individuellen Schwelle im Lernexperiment 2 wie unter 3.1.2 beschrieben gemessen, ein Proband hatte schon an Experiment 1 teilgenommen und wird daher gesondert betrachtet.

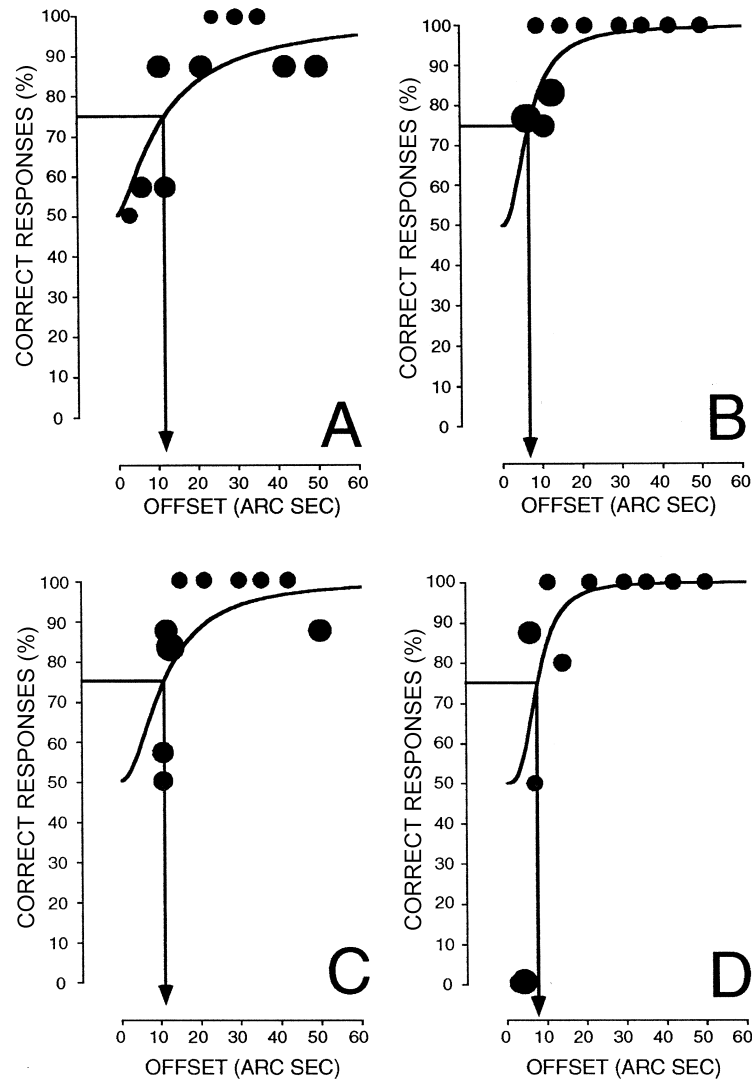
Von diesen insgesamt 23 Probanden (aus Experiment 1 und 2) wurden die Daten anhand des PEST-Verfahrens wie unter 3.1.1 beschrieben gewonnen und die Schwellen für die Diskriminierungsfähigkeit der horizontalen Noniuslinien vor (H1) und nach dem Training (H2) sowie der vertikalen Linien (V1 und V2) bestimmt.

Die pro Versuchsperson gewonnenen Daten bestehen aus der Größe des Versatzes der Noniuslinien und der Anzahl der Darbietungen pro Versatz mit zugehörigem Prozentsatz der richtigen und falschen Antworten. Zusätzlich ging noch die Steigung der Kurve an der Schwelle (Parameter  $\beta$ ) ein, die zuvor nach Harvey (1986) wie in 3.2 beschrieben bestimmt wurde.

Die Rohdaten einer Versuchsperson sind in Abbildung 15 dargestellt.

Abbildung 14 A bzw. C zeigt die Daten der vertikalen bzw. horizontalen Messung vor dem Training, Abbildung 14 B bzw. D nach dem Training. Die Messwerte sind durch Punkte illustriert. Entlang der X-Achse ist die Größe des dargebotenen Versatzes der Noniuslinien dargestellt. Entlang der Y-Achse der Prozentsatz der

richtig gesehenen Versätze. Der Punktdurchmesser gibt die Anzahl der Darbietungen einer Versatzgröße im Verhältnis wieder. Der kleinste Punktdurchmesser entspricht ca. 3 Darbietungen, der größte Punktdurchmesser ca. 10 Darbietungen. Die Schwelle, durch einen Pfeil markiert, ist die Größe des Versatzes, bei der zu 75% richtig geantwortet wurde.



**Abbildung 15:** Psychometrische Funktion einer Versuchsperson in den vier Bedingungen A vertikal vor, B vertikal nach, C horizontal vor und D horizontal nach dem Training. Hier wurde mit der vertikalen Orientierung begonnen. Die X-Achse zeigt die Größe des dargebotenen Versatzes in Winkelsekunden, die Y-Achse den Prozentsatz der richtigen Antworten. Die Schwelle ist die Größe des Versatzes, bei der zu 75% richtig geantwortet wurde (in der Abbildung durch einen Pfeil markiert), gerundete Schwellenwerte in A 12, B 7, C 11 und D 8 Winkelsekunden. Der kleinste Punktdurchmesser entspricht 3, der größte 10 Darbietungen.

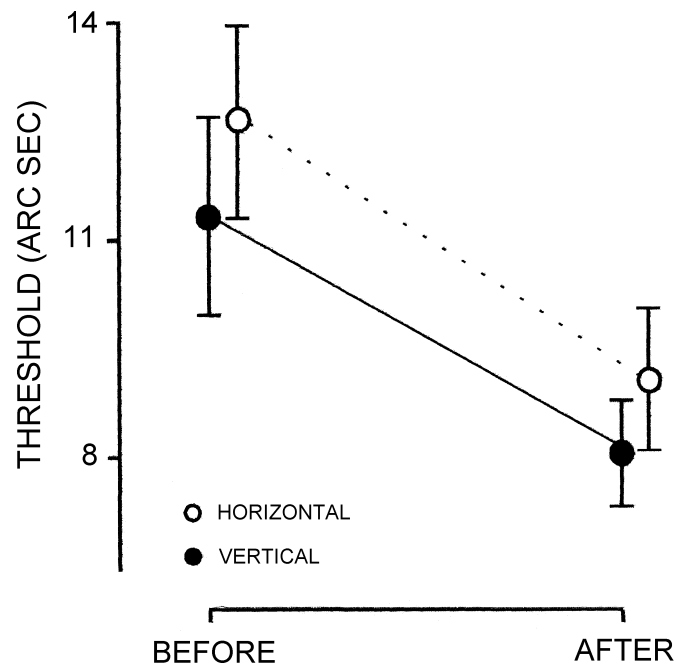


Anhand der Abbildungen wird verdeutlicht, daß im überschwelligem Bereich, um 50 bis 30 Winkelsekunden, die richtigen Antworten der Versuchsperson bei 100% liegen. Abweichungen kommen im überschwelligem Bereich durch Drücken der falschen Antworttaste zustande, obwohl richtig gesehen wurde. Diese Abweichungen zeigen sich vor allem am Anfang des Experimentes, wenn die experimentelle Situation noch eingeübt werden muß.

Entsprechend liegen in Abbildung 15 A und C mehr Punkte mit einem Versatz im deutlich überschwelligem Bereich unterhalb 100% richtiger Antworten, als in Abbildung B und D nach dem Training. Zusätzlich ist gut zu sehen, daß die dargestellten Daten der Versuchsperson aus der zuerst durchgeführten vertikalen Messung stammen, da in Abbildung 15 A mehr Messpunkte von der 100%- Rate abweichen, als in der horizontalen Messung C. Jedoch ist die Versuchsperson durch die Drehung des Reizbildes um  $90^\circ$  verunsichert und muß die experimentelle Situation neu lernen, was sich an den eingetretenen Fehlern in Abbildung 15 C zeigt. Ähnliche Befunde zeigten sich auch bei anderen Versuchspersonen.

Der Lernerfolg der Trainingsphasen, die vertikal (horizontal) zwischen den Messungen der Abbildung 15 A (C) und 14 B (D) stattfand, ist anhand der niedrigeren Schwellen in B und D zu sehen. Die Anfangsschwellen sind horizontal mit 10,90 Winkelsekunden und vertikal mit 11,87 Winkelsekunden sehr ähnlich. Die Endschwellen sind wiederum sehr ähnlich, jedoch liegt die vertikale mit 6,82 Winkelsekunden unter der horizontalen mit 7,87 Winkelsekunden. Die Verbesserung der psychophysischen Schwelle resultiert nicht aus einem besseren zurechtkommen mit der experimentellen Situation über die Zeit, denn die Lerneffekte sind stimuluspezifisch, da keine Übertragung der Verbesserung von einer auf die andere Orientierung stattfindet.

Ähnliche Anfangs- und Endschwellen für beide Orientierungen fanden sich bei allen Versuchspersonen. In Abbildung 16 sind die Mittelwerte der 23 Versuchspersonen für die horizontale (gestrichelte Linie) und vertikale Orientierung vor und nach dem Training dargestellt. Es war zu erwarten, daß die Probanden in beiden Orientierungen der Noniuslinien eine ähnliche Diskriminierungsfähigkeit zeigen. Zusätzlich wurde in ähnlichem Umfang gelernt. Die Geraden in Abbildung 16, die die Verbindungslinie zwischen den Messungen vor und nach dem Training darstellen, verlaufen fast parallel. Die Werte für die vertikale Orientierung liegen dabei stets unter den horizontalen Werten. Es bestand eine bessere Diskriminierungsfähigkeit für den vertikalen Versatz der Linien.



**Abbildung 16:** Mittelwert der 23 Versuchspersonen aus Experiment 1 und 2 für die horizontale Schwelle (mit gestrichelter Linie und nicht ausgefülltem Punkt dargestellt) im Vergleich zur vertikalen Orientierung. Auf der X-Achse sind die Zeitpunkte vor und nach dem Training aufgetragen, zwischen denen ungefähr 25 min lagen, auf der Y-Achse die Größe des Versatzes in Winkelsekunden bei 75% richtiger Antwort, also die Schwelle zu diesen Zeitpunkten. Die Fehlerbalken entsprechen dem Standardfehler des Mittelwertes (SEM).

### Statistische Ergebnisse der 23 Probanden

Im folgenden Abschnitt sollen die statistischen Ergebnisse der Schwellenmessungen bei den 18 Versuchspersonen des Experiment 1 vor und nach dem Training im überschwelligen Bereich und bei den 5 Versuchspersonen des Experiment 2 zwischen der ersten und fünften, von insgesamt fünf Schwellenmessungen, zusammen dargestellt werden.

Es wurden die berechneten Schwellen der horizontalen Messung vor dem Training (H1) gegen die horizontale Messung nach dem Training (H2) anhand eines T-Tests für paarige Stichproben getestet. So dient jeder Proband als eigene Kontrolle, intraindividuelle Variation zu eliminieren. Die Auswertung ergab einen Mittelwert von 12,79 Winkelsekunden vor dem Training und einen Mittelwert von 9,26 Winkelsekunden nach dem Training ( $t = 2,02$ ,  $p = 0,03$ ). Der Standardfehler sank von 1,27 auf 1,02 Winkelsekunden. Die Schwellenwerte vor gegenüber nach dem horizontalen Training

unterscheiden sich signifikant. Folglich haben die Probanden während des Trainings zwischen den beiden Schwellenmessungen dazu gelernt.

Bei der vertikalen Reizorientierung sank der Mittelwert von 11,01 auf 8,14 Winkelsekunden ( $t = 2,03$ ,  $p = 0,08$ ). Der Standardfehler sank von 1,40 auf 0,80 Winkelsekunden. Die Schwellenwerte vor gegenüber nach dem vertikalen Training unterscheiden sich ebenfalls signifikant. Auch in der vertikalen Orientierung wurde durch das Training gelernt.

Um sicher zu gehen, daß während des Trainings wirklich ein Lernprozeß und nicht bloß die Gewöhnung an die experimentelle Situation stattfand, wurde zusätzlich V1 gegen H2 ( $t = 1,47$ ,  $p = 0,16$ ) und H1 gegen V2 ( $t = 3,63$ ,  $p = 0,0015$ ) getestet. Demnach unterscheidet sich die Schwelle, die nach dem Training in vertikaler Richtung (V2) gemessen wurde, signifikant von der ersten horizontalen Schwellenbestimmung (H1).

Bei der Testung von V1 gegen H2 ist dies mit  $p = 0,16$  leider nicht der Fall. Da die Versuchspersonen insgesamt für die vertikale Orientierung eine bessere Diskriminierungsfähigkeit aufwiesen, fiel der Schwellenanstieg nach dem Wechsel von der horizontalen zur vertikalen Orientierung geringer aus. Wenn jeweils bei dem Richtungswechsel nach dem Training mit der ersten Orientierung die Schwelle zunächst wieder ansteigt, zeigt dies, daß wirklich die Diskrimination gelernt wurde.

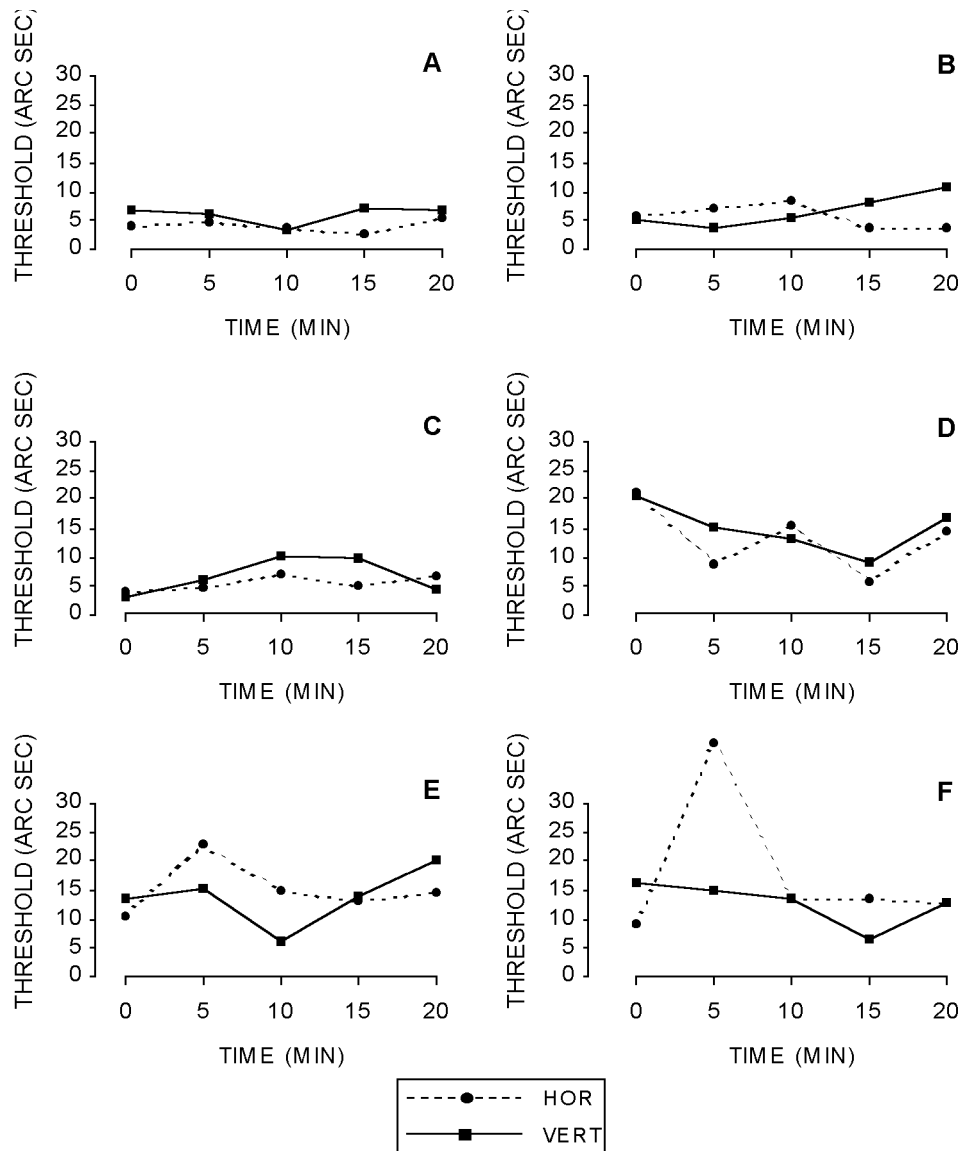
Das Lernen erfolgte spezifisch für die trainierte Orientierung, nach dem Orientierungswechsel mußte wieder aufs Neue geübt werden. Bei reiner Gewöhnung müßte die Schwelle trotz Orientierungswechsel kontinuierlich weiter sinken.

Zusammenfassend zeigt sich deutlich, daß die Versuchspersonen sowohl horizontal als auch vertikal gelernt haben, da die Schwellen über die Zeit signifikant absanken. Dabei lagen die vertikalen Schwellen stets unter den horizontalen Schwellen, dies ist jedoch mit  $p = 0,19$  bei der Testung von H1 gegen V1 ( $t = 1,3368$ ,  $p = 0,1949$ ) nicht signifikant. Zusätzlich wurde in gleichem Umfang gelernt. Die Testung von H2 gegen V2 ( $t = 1,3436$ ,  $p = 0,1927$ ) ergibt mit  $p = 0,19$ , daß sich die Endschwellen der beiden Orientierungen ebenfalls nicht signifikant unterscheiden.

#### **4.1.2 Schwellenbestimmungen im Experiment 2**

Die Fragestellung in diesem Experiment war, wie sich die Schwelle innerhalb des Trainings verändert, da in Experiment 1 nur am Anfang und wiederum nach

25 Minuten gemessen werden konnte. In Abbildung 17 sind die Schwellen der 6 Probanden, die alle 5 Minuten bestimmt wurden, dargestellt.



**Abbildung 17:** Die Abbildungen A bis F zeigen die Schwellen der horizontalen (gestrichelt) und der vertikalen Reizorientierung von jeweils einer Versuchsperson, die über 20 Minuten alle 5 Minuten bestimmt wurden.

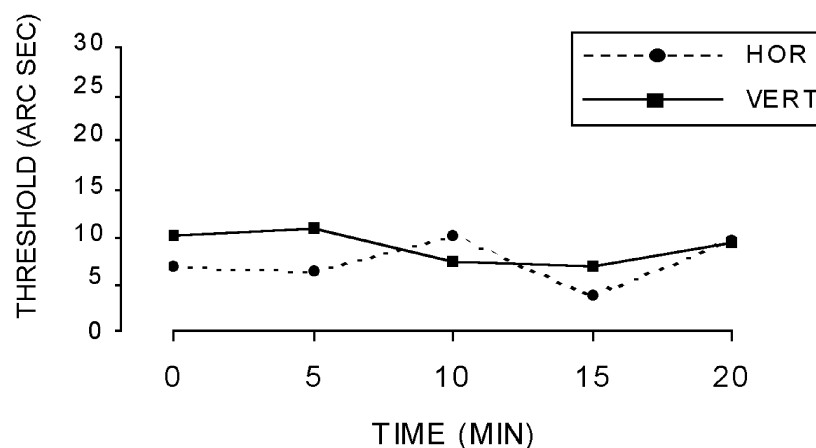
Die Abbildungen A bis F zeigen die Schwellen der horizontalen (gestrichelt) und der vertikalen Reizorientierung von jeweils einer Versuchsperson, die über 20 Minuten alle 5 Minuten bestimmt wurden. Auf der X-Achse ist die Zeit, auf der Y-Achse sind die Schwellen in Winkelsekunden aufgetragen.

Die Versuchspersonen A, B und C in Abbildung 17 erzielten mit Werten deutlich unter 5 Winkelsekunden extrem niedrige Schwellen. Diese Probanden waren erfahren in experimentellen Situationen, da alle Teilnehmer am Experiment 2 im Meßlabor arbeiteten. An Experiment 1 hatte jedoch nur die in A illustrierte Person teilgenommen.

Hauptsächlich interessierte mich, ob die Verbesserung der Diskriminierungsleistung für die Richtung der Verschiebung der Noniuslinien überwiegend zu Beginn der Messungen eintrat. Wenn dies der Fall wäre, wäre zu überlegen, ob die Verbesserung gegenüber der ersten Schwellenbestimmung nur durch Gewöhnung an die experimentelle Situation und nicht durch Lernen eintrat.

Betrachtet man die Schwelle der 2. horizontalen Messung, bestätigt sich dies nicht. Alle Probanden außer Proband D zeigen eine vorübergehende Verschlechterung der Diskriminierungsfähigkeit. Extrem verschlechterte sich die Schwelle bei dem Probanden in Abbildung 17 F.

Die Abbildung 18 dient zur besseren Übersicht der Schwellenänderungen. Hier wird der Median der horizontalen (ausgefüllte Punkte) und vertikalen (ausgefüllte Rechtecke) 1. bis 5. Messung über die Versuchspersonen B bis F aus Abbildung 17 dargestellt. Die Versuchsperson A wird gesondert betrachtet, da sie an beiden Experimenten teilgenommen hat.



**Abbildung 18:** Median der Schwellen der Versuchspersonen von Experiment 2 für die 1. bis 5. Messung horizontal (ausgefüllte Punkte) und vertikal (ausgefüllte Rechtecke) dargestellt.

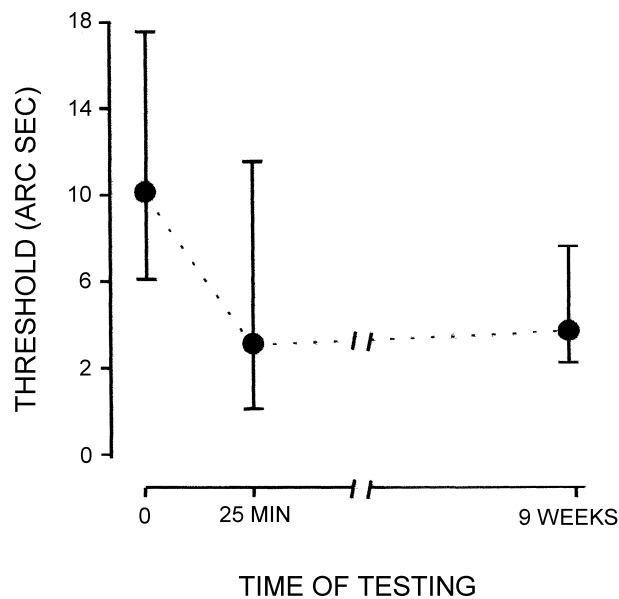
Auf der X-Achse ist die Zeit aufgetragen, eine Schwellenbestimmung dauerte ca. 5 Minuten und insgesamt wurde die Schwelle für eine Richtung fünfmal

hintereinander bestimmt. Auf der Y-Achse ist der Median der Schwellen der fünf Probanden zu den Messungen 1 bis 5 dargestellt. Der Median der ersten horizontalen Messung über die Versuchspersonen beträgt 6,79 Winkelsekunden. Der Median der zweiten horizontalen Messung liegt mit 6,25 Winkelsekunden darunter, so daß die Gewöhnung nur eine geringe Verbesserung der Schwelle gebracht hat. Die vierte horizontale Messung ergibt über die Versuchspersonen B bis F die niedrigste Schwelle mit 3,87 Winkelsekunden, der Median der fünften Messung liegt mit 9,60 Winkelsekunden wieder darüber. In der vertikalen Meßreihe findet sich der gleiche Verlauf der Mittelwerte, bis auf einen Anstieg der Schwelle der zweiten Messung gegenüber der ersten Messung, sodaß hier die Gewöhnung überhaupt keine Verbesserung erbracht hat.

Bei der Berechnung eines t-Testes mit der Testung der ersten horizontalen bzw. vertikalen Messung gegenüber den niedrigsten Werten in der vierten Messung für beide Orientierungen erhält man kein signifikantes Ergebnis. Eine Erklärung für die geringe Schwellenänderung und den Anstieg nach 15 Minuten könnte die nachlassende Konzentration sein, die beim Testen an der Schwelle stark beansprucht wird.

Die Schwellen in Abbildung 17 A stammen von einer Person, die bereits 9 Wochen vorher an Experiment 1 teilgenommen hat. In Abbildung 19 sind die Schwellen dieser Versuchsperson aus Experiment 1 und 2 zusammengefaßt. Hier sollte festgestellt werden, ob das gelernte Niveau der Schwellendiskriminierung anhält. Auf der Y-Achse sind die Schwellen der horizontalen Orientierung aufgetragen. Auf der X-Achse ist die Zeit aufgetragen. Zusätzlich ist die horizontale Anfangsschwelle in Experiment 2 dargestellt, welches 9 Wochen später durchgeführt wurde.

Beim Vergleich ist gut zu sehen, daß die Versuchsperson im Experiment 2 mit einem ähnlichen Schwellenwert begonnen hat, wie sie ihn am Ende von Experiment 1 erreicht hatte. Dies trifft auch für die vertikale Orientierung zu, die nicht dargestellt ist. Die Person hatte also über den Zeitraum von 9 Wochen das Gelernte behalten, obwohl sie zwischenzeitlich nicht trainiert hatte. Obwohl bereits eine sehr gute Diskriminierungsfähigkeit für Noniuslinien bestand, zeigten die weiteren Messungen ein erneutes Absinken der Schwelle für beide Orientierungen.



**Abbildung 19:** Schwellenwerte und Standardfehler einer Versuchsperson, die in Experiment 1 zum Zeitpunkt 0 Minuten (vor dem Training) und zum Zeitpunkt 25 Minuten (nach dem Training) in horizontaler Richtung bestimmt wurden. 9 Wochen später nahm die Versuchsperson auch an Experiment 2 teil, Mittelwert und Standardfehler der 5 Messungen zur Bestimmung der horizontalen Schwelle über 20 Minuten dargestellt.

#### 4.1.3 Darstellung von 16 Probanden aus Experiment 1

In der Abbildung 20 werden die einzelnen Schwellen von 16 Versuchspersonen aus Experiment 1 dargestellt. Von den im Experiment 1 ausgewerteten 18 Versuchspersonen, die im Kapitel 4.1.1 gezeigt werden, konnten zwei elektrophysiologisch nicht ausgewertet werden. Bei einem Probanden gingen die Daten bei der Überspielung zur Speicherung auf einem Band verloren, eine weitere Versuchsperson zeigte bei einem Visus von 0,8 kein VEP.

In den Abbildungen 20a Bild A bis H und 20b Bild I bis P sind die horizontale (gestrichelt) und vertikale Schwelle jeweils eines Probanden vor bzw. nach dem 25 minütigen Training dargestellt. 12 der 16 Versuchspersonen zeigten nach dem Training eine bessere Diskriminierungsfähigkeit für beide Orientierungen. Vier Probanden lernten nur in horizontaler Richtung (Abbildung 20a Proband A, D und G, Abbildung 20b Proband M). Es ergaben sich Verbesserungen der Diskriminierungsfähigkeit von wenigen Prozent (Abbildung 20a Proband B und Abbildung 20b Proband I, J und O) bis 3-fach (Abbildung 20a Proband A, Abbildung 20b Proband L und N).

Wie in Abbildung 20 deutlich zu sehen ist, lagen die Anfangsschwellen zwischen 3 und 30 Winkelsekunden, wobei die untere Grenze des Noniussehens bei 2-3 Winkelsekunden liegt.

Damit kann ein Proband mit hoher Anfangsschwelle in einem weiteren Bereich lernen, als ein Proband, dessen Anfangsschwelle schon sehr niedrig ist.

Der Mittelwert der Schwellen über die 16 Versuchspersonen sank nach dem Training horizontal von 14,73 auf 8,90 Winkelsekunden und vertikal von 11,52 auf 7,45 Winkelsekunden. Die Mittelwerte sind in der Abbildung 21 dargestellt.

Nach der Drehung des Reizes um 90° von der vertikalen in die horizontale Richtung und umgekehrt stieg die Schwelle für die Diskriminierungsfähigkeit in der neuen Richtung zunächst wieder an. Die meisten Probanden zeigen daher in Abbildung 20 eine ähnliche horizontale und vertikale Anfangsschwelle (Abbildung 20a Proband B, C, E, F und H, Abbildung 20b Proband I, J, K, L, N und P).

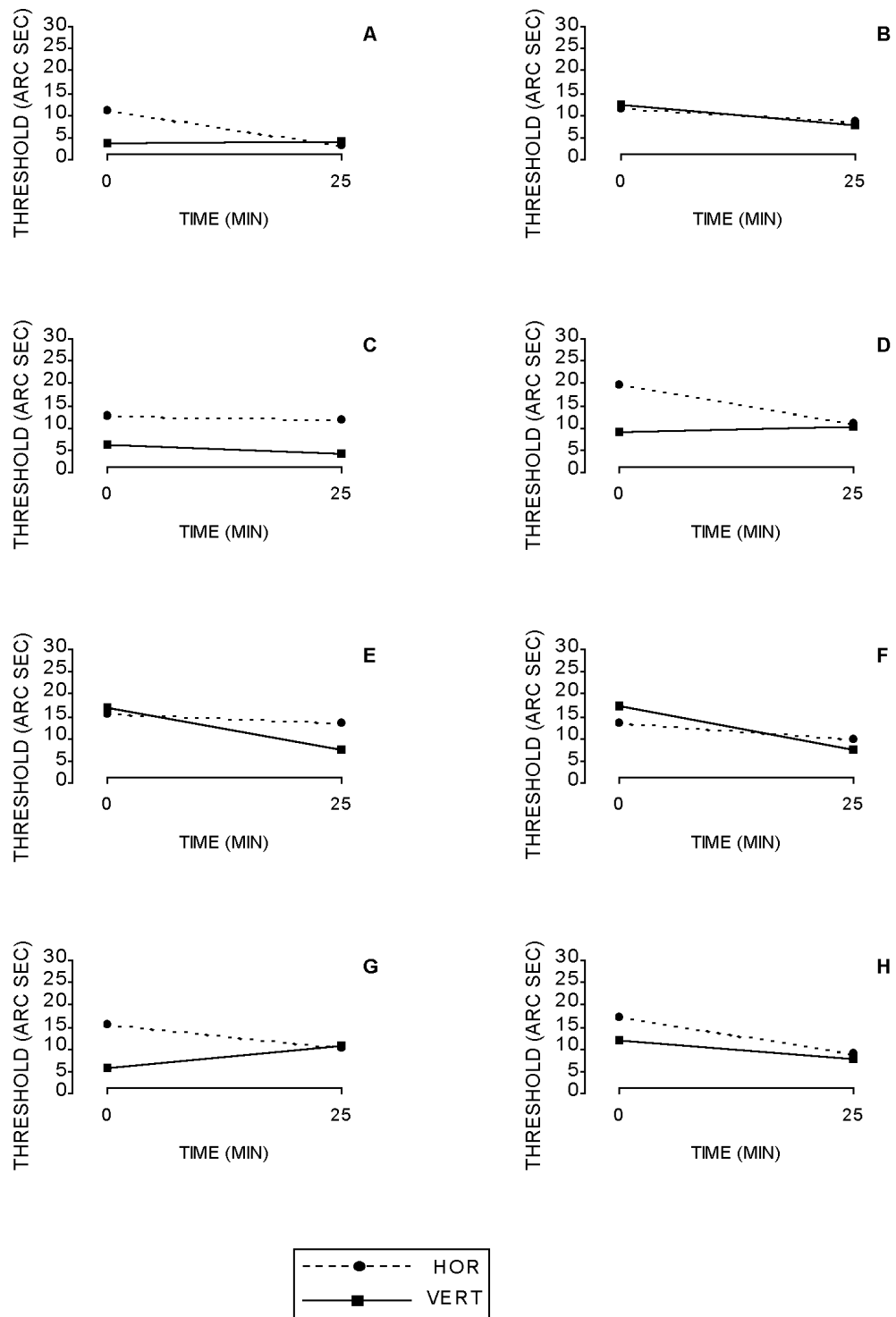
Ein t-Test der Schwellenwerte von V1 gegen H2 ( $t = 2,78$ ,  $p = 0,0139$ ) ergab, daß sich die Schwellenwerte von V1 und H2 signifikant unterscheiden. Eine ähnliche Aussage fand sich bei der Testung von H1 gegen V2 ( $t = 5,43$ ,  $p = 0,00007$ ). Die Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit, die beim Training in einer Orientierung erworben wurde (H2, V2), lies sich nicht auf die andere Orientierung übertragen (H1, V1). Das Lernen erwies sich als orientierungsspezifisch. Zusätzlich lag die Anfangsschwelle in der vertikalen Orientierung signifikant unter der Anfangsschwelle der horizontalen Orientierung ( $t = 2,59$ ,  $p = 0,02$ ). Nach dem Training lag die vertikale Schwelle weiterhin deutlich jedoch nicht signifikant unter der horizontalen Schwelle ( $t = 1,54$ ,  $p = 0,14$ ).

Das Training fand mit einem festen Versatz der Noniuslinien von 50 Winkelsekunden in beiden Orientierungen statt, die Schwellenbestimmung vor und nach dem Training anhand der PEST an der individuellen Schwelle der Person. Die individuellen Schwellen lagen, wie bereits erwähnt, zwischen 30 und 3 Winkelsekunden. Da die Schwellen nach dem Training signifikant niedriger ausfielen, wie oben im Text beschrieben wurde, ist anzunehmen, daß der neuronale Prozeß, der diesem Wahrnehmungslernen unterliegt, in der Lage ist, von großen Versätzen auf kleine Versätze zu extrapolieren.

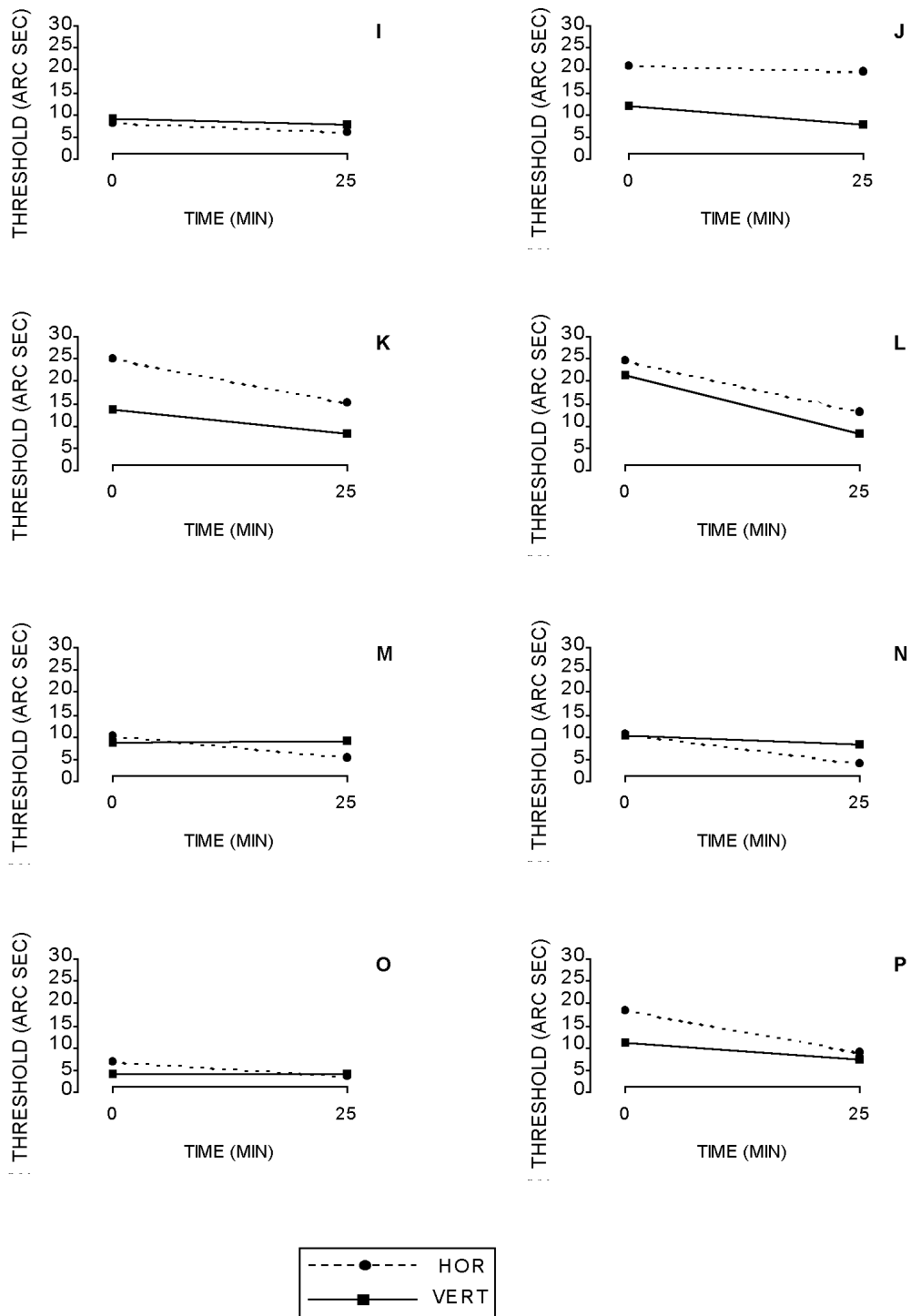
Eine Varianzanalyse über die Bedingungen Geschlecht (8 weibliche und 8 männliche Teilnehmer), Händigkeit (3 Linkshänder und 13 Rechtshänder), beidäugiger Visus (einen Visus  $>1$  hatten 15 Personen und einen Visus von 0,8 eine Person), ob mit horizontaler oder vertikaler Richtung begonnen wurde (jeweils 8



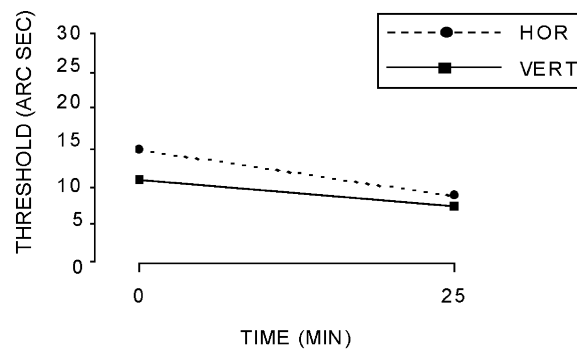
Teilnehmer) und Grad der Aufmerksamkeit horizontal gegenüber vertikal, ergab keine signifikanten Haupteffekte oder Abhängigkeiten.



**Abbildung 20a:** Darstellung der horizontalen Schwelle (gestrichelte Linie) und der vertikalen Schwelle vor und nach dem 25 minütigen Training für die ersten 8 Versuchspersonen A bis H.



**Abbildung 20b: Darstellung der horizontalen Schwelle (gestrichelte Linie) und der vertikalen Schwelle vor und nach dem 25 minütigen Training für die zweiten 8 Versuchspersonen I bis P.**



**Abbildung 21:** Mittelwerte der Schwellen der 16 Versuchspersonen, horizontal (ausgefüllte Kreise) vor und nach dem Training und vertikal (ausgefüllte Rechtecke) vor und nach dem Training. Der Mittelwert sank horizontal von 14,73 auf 8,90 Winkelsekunden und vertikal von 11,52 auf 7,45 Winkelsekunden.

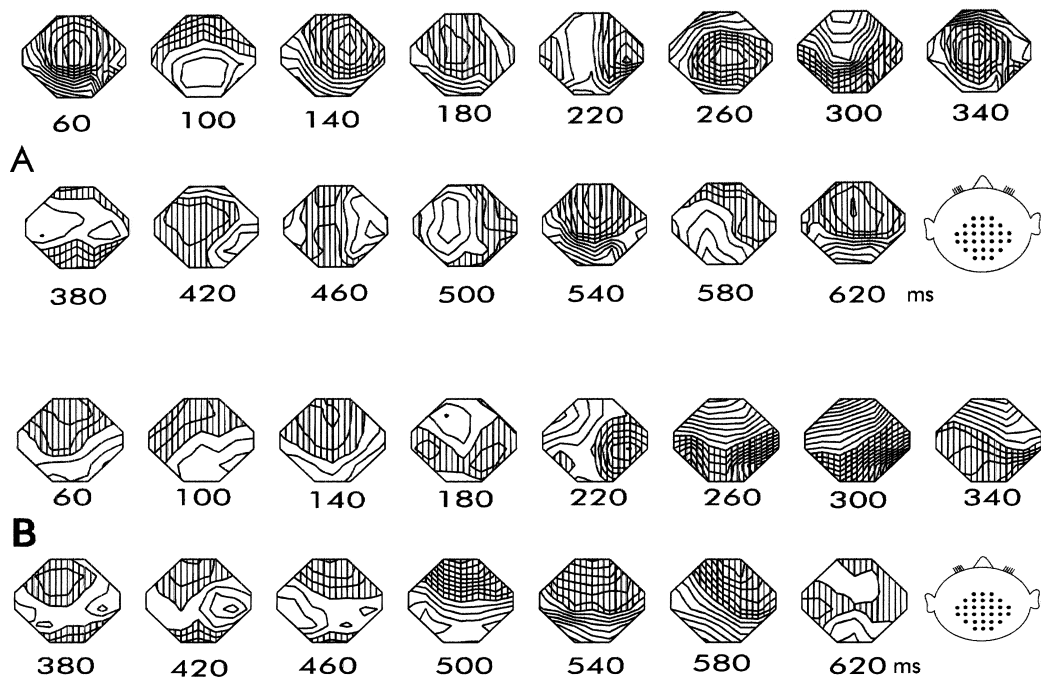
## 4.2 Ergebnisse der Elektrophysiologie

### 4.2.1 EEG-Topographie

#### 4.2.1.1 Potentialkarten

Potentialkartenserien wurden anhand der Amplitudenwerte erstellt, die an den 30 Elektrodenorten abgegriffen wurden. In den Karten wird die Potentialverteilung über dem Hinterkopf zu jedem Zeitpunkt nach dem Stimulus dargestellt.

Die Abbildung 22 zeigt eine Kartenserie einer typischen Versuchsperson von 60 bis 620 ms nach der Präsentation des horizontalen Versatzes von 50 Winkelsekunden. Der Versatz erfolgte zum Zeitpunkt 0 ms, die Rückstellung zum Zeitpunkt 385 ms. Die Abbildung A zeigt die Kartenserie der ersten horizontalen Trainingshälfte (H1), als die Noniusschwelle noch hoch war, die Abbildung B die Kartenserie der zweiten Hälfte (H2), als die Diskriminierungsfähigkeit anstieg.



**Abbildung 22:** Serien von gemessenen Potentialkarten einer typischen Versuchsperson zwischen 60 und 620 ms in 40 ms Intervallen nach einem Versatz von 50 " horizontaler Noniuslinien. Die Ableitung erfolgte mit 30 Kanälen über der Okzipitalregion, die letzte Elektrodenreihe in Höhe Inion und die erste Elektroden Reihe in Höhe Cz (siehe Kopfschema). Zum Zeitpunkt 0 ms erfolgte der Versatz, zum Zeitpunkt 385 ms die Rückstellung. (A) Hirnelektrische Aktivität während der Präsentation des ersten Blockes von 600 Versätzen (H1). (B) Hirnelektrische Aktivität während der Präsentation des zweiten Blockes von 600 Versätzen (H2). Schraffierte Areale sind gegenüber der Referenzelektrode negativ, die Potentiallinien zeigen Potentialschritte von 0,1 µV.

Zu bestimmten Latenzen sind die Potentialverteilungsmuster über dem Hinterkopf vor und nach dem Lernen ähnlich (bei 100 ms, bei 220 ms und bei 380 ms). Zu anderen Zeitpunkten ist das Aktivitätsmuster vor und nach dem Lernen ganz verschieden. In Abbildung 22 A sind zum Zeitpunkt von 300 ms an den vorderen Elektroden positive und an den hinteren negative Potentiale zu beobachten. Eine ähnliche Potentialverteilung ist in Abbildung 22 B schon zum Zeitpunkt von 260 ms zu sehen, obwohl ein identischer Stimulus gezeigt wurde. Während die hirnelektrische Antwort im Zeitbereich von 0 bis 385 ms durch das Auseinandergehen der Noniuslinien bei der Präsentation des Versatzes hervorgerufen wurde, erfolgte im Zeitbereich 385 bis 770 ms die Rückstellung der Linien auf gleiche Höhe. Die hirnelektrischen Antworten nach 385 ms sind daher durch die Rückstellung der Linien hervorgerufen.

Für die hirnelektrische Antwort auf das Auseinanderweichen der Noniuslinien zum Versatz von 50" ergeben sich vor und nach dem Lernen Unterschiede. Das läßt vermuten, daß durch das Training das räumlich-zeitliche Muster der hirnelektrischen Antwort geändert wird.

#### **4.2.1.2 Global Field Power (GFP)**

Das Auftreten einer hohen Aktivität mit vielen Potentiallinien in den Karten, geht mit einem hohen Wert der GFP, als räumliche Standardabweichung aller Elektroden vom Mittelwert, einher. Die GFP legt zu jedem Zeitpunkt einen Wert fest und wird als Funktion in Abhängigkeit von der Zeit dargestellt.

Die Abbildung 23 A zeigt die GFP einer Versuchsperson während des horizontalen Trainings, die Abbildung 23 B während des vertikalen Trainings. Die GFP-Werte während der Präsentation des ersten Blockes von 600 Versätzen sind durch eine dünne Linie dargestellt, die GFP-Werte während des zweiten Blockes von 600 Versätzen durch eine dicke Linie. Die Pfeile markieren die Latenz des Maximums der GFP. Zu beachten ist in der Abbildung 23 A und B, daß das Maximum der GFP während der Präsentation des zweiten Blockes von 600 Versätzen früher auftritt und höher ausfällt.

Sowohl in der horizontalen als auch in der vertikalen Orientierung hatte die Versuchsperson nach dem Training eine niedrigere Schwelle erzielt. Die Diskriminierungsfähigkeit für die feinen Linienversätze war demnach meßbar besser geworden. Elektrophysiologisch korreliert die bessere Leistung mit einem Anwachsen der Amplitude und einem früheren Auftreten des Maximums.

Ein Maximum trat bei jeder Versuchsperson entsprechend zu den Potentialkarten für alle vier Bedingungen zwischen 100 bis 200 ms, 202 bis 350 ms und 460 bis 560 ms auf. Die Maxima traten im Bereich von 202 bis 350 ms während der Präsentation des ersten und des zweiten Blockes vertikaler Noniuslinien gegenüber den horizontalen Noniuslinien signifikant früher auf und wiesen in der ersten Hälfte eine signifikant höhere Amplitude auf (Latenz H1/V1  $t = 1,85$ ,  $p = 0,08$ ; H2/V2  $t = 4,61$ ,  $p = 0,00034$ ; Amplitude H1/V1  $t = -1,78$ ,  $p = 0,09$ ; H2/V2  $t = -1,33$ ,  $p = 0,20$ ).

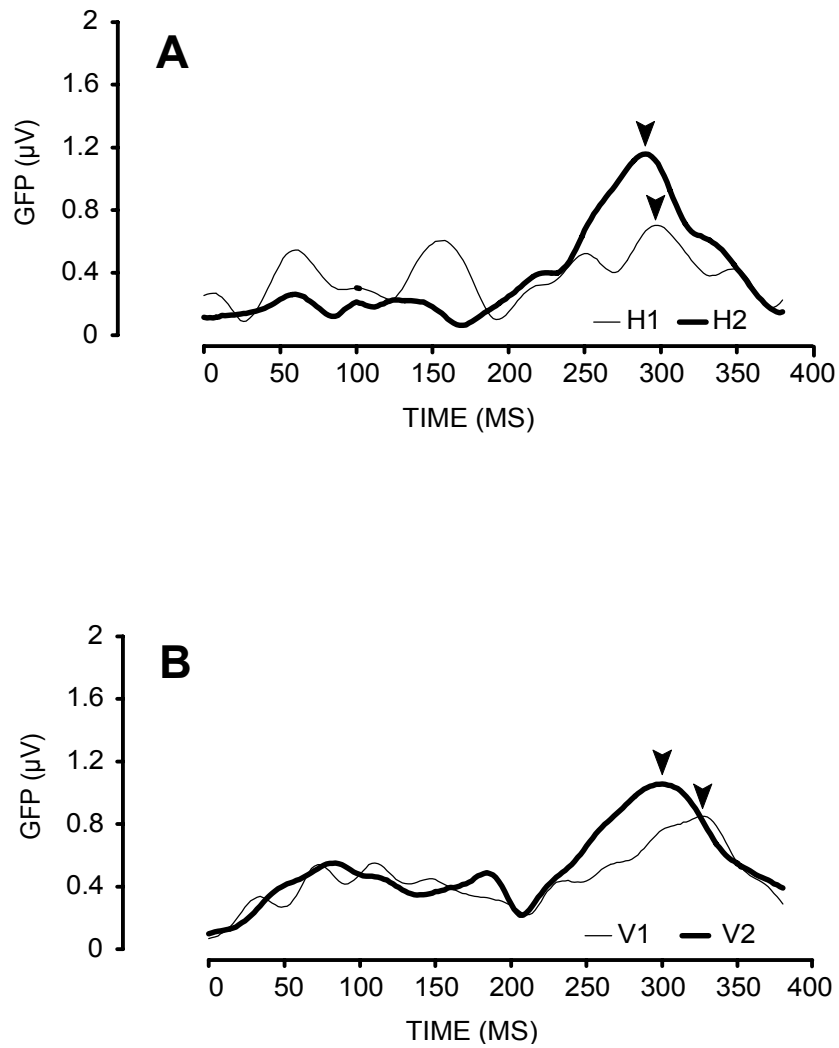
In der Psychophysik zeigten die Probanden eine signifikant bessere Diskriminierungsfähigkeit für die vertikale Orientierung der Noniuslinien. Als elektrophysiologisches Korrelat tritt das Maximum in der GFP während der Präsentation vertikaler Noniuslinien signifikant früher auf und fällt in der ersten Hälfte auch höher

aus. Entsprechende Ergebnisse bei der Reizung mit vertikalen gegenüber horizontalen Gittern sind bereits beschrieben worden (Skrandies 1984).

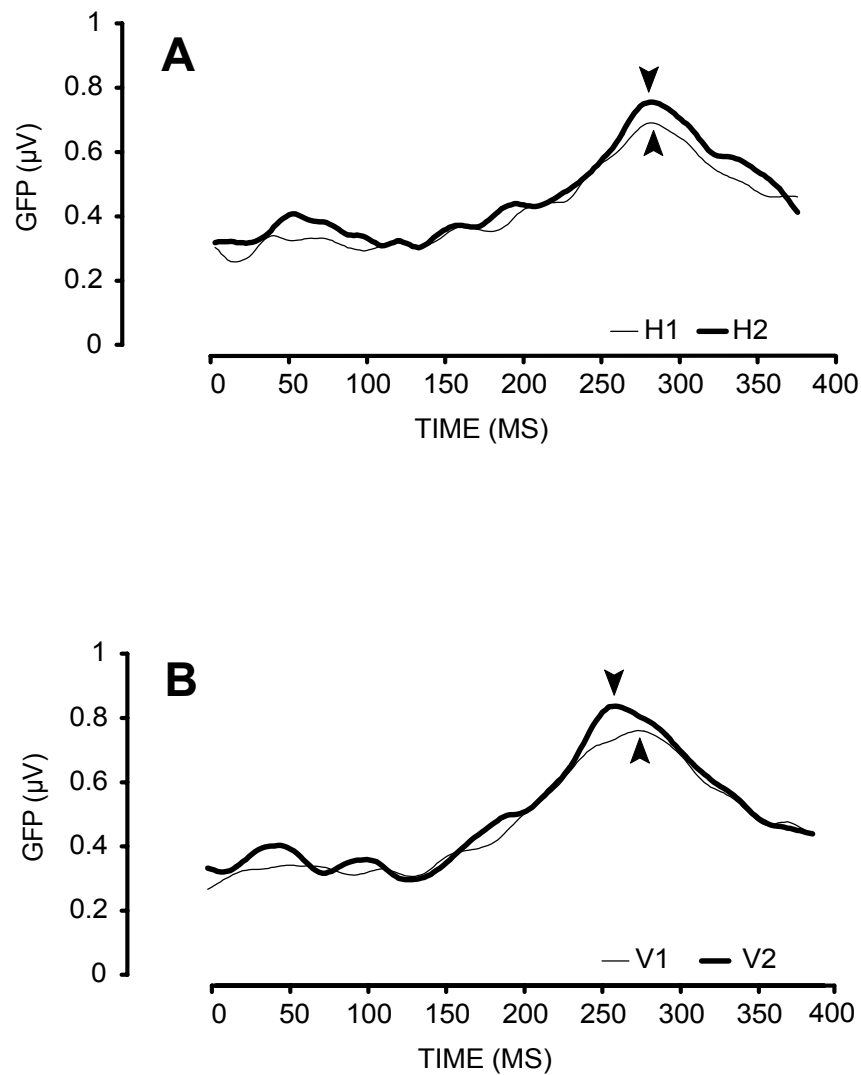
Zusätzlich konnte in der Psychophysik eine signifikante Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit für beide Orientierungen nach dem Training gemessen werden. Bei der in Abbildung 23 A und B dargestellten Versuchsperson lies sich dabei als elektrophysiologisches Korrelat ebenfalls ein früheres Auftreten des Maximums und eine höhere Amplitude der GFP feststellen.

In der Abbildung 24 A ist die GFP als Mittelwert über alle 16 Probanden während des

horizontalen Trainings, in der Abbildung 24 B während des vertikalen Trainings dargestellt. Die GFP-Werte während der Präsentation des ersten Blockes von 600 Versätzen sind durch eine dünne Linie dargestellt, die GFP-Werte während des zweiten Blockes von 600 Versätzen durch eine dicke Linie. Die Pfeile markieren die Latenz des Maximums der GFP. Über alle Versuchspersonen tritt das Maximum der GFP während der Präsentation des zweiten Blockes von 600 Versätzen nur für die vertikale Orientierung früher auf, fällt aber wiederum für beide Orientierungen höher aus. Bei der Berechnung eines T-Tests sind diese Effekte jedoch alle nicht signifikant (Latenz H1/H2  $t = -1,16$ ,  $p = 0,27$ ; V1/V2  $t = 0,88$ ,  $p = 0,39$ ; Amplitude H1/H2  $t = -0,07$ ,  $p = 0,94$ ; V1/V2  $t = -0,75$ ,  $p = 0,46$ ).



**Abbildung 23:** Die Abbildung 23 A zeigt die GFP einer Versuchsperson während des horizontalen Trainings, die Abbildung 23 B während des vertikalen Trainings. Die GFP-Werte während der Präsentation des ersten Blockes von 600 Versätzen sind durch eine dünne Linie dargestellt, die GFP-Werte während des zweiten Blockes von 600 Versätzen durch eine dicke Linie. Die Pfeile markieren die Latenz des Maximums der GFP im Bereich von 202 bis 350 ms. Das Maximum der GFP tritt während des zweiten Blockes von 600 Versätzen früher auf und fällt höher aus.



**Abbildung 24:** In der Abbildung 24 A ist die GFP als Mittelwert über alle 16 Probanden während des horizontalen Trainings, in der Abbildung 24 B während des vertikalen Trainings dargestellt. Die GFP-Werte während der Präsentation des ersten Blockes von 600 Versätzen sind durch eine dünne Linie dargestellt, die GFP-Werte während des zweiten Blockes von 600 Versätzen durch eine dicke Linie. Die Pfeile markieren die Latenz des Maximums der GFP. Über alle Versuchspersonen tritt das Maximum der GFP im Zeitbereich von 202 bis 350 ms nur für die vertikale Orientierung früher auf, fällt aber wiederum für beide Orientierungen höher aus.

Bei der Betrachtung der 12 Probanden, die psychophysisch in beiden Orientierungen gelernt haben, fallen die Ergebnisse wie oben für alle 16 Probanden dargestellt aus. Zusätzlich wird die Amplitude der GFP in der zweiten Hälfte des Trainings für die vertikale Orientierung im Bereich von 202 bis 350 ms signifikant höher als bei der horizontalen Orientierung (  $H2/V2$   $t = -2,07$ ,  $p = 0,06$ ).



#### **4.2.1.3 Elektrophysiologische Änderung nur bei gewissem Lernumfang**

Da das elektrophysiologische Korrelat für die Wahrnehmungsverbesserung untersucht werden soll, habe ich die 6 Probanden, die am meisten hinzugelernt haben und eine Verbesserung der Schwelle für beide Orientierungen im Durchschnitt um 6 Winkelsekunden bis maximal 12 Winkelsekunden gezeigt haben, zusätzlich ausgewertet. Die Verbesserung der anderen Versuchspersonen, die in beiden Orientierungen gelernt haben, lag mit 1,5 bis 4 Winkelsekunden wesentlich darunter.

##### **Latenz**

Für die 6 Probanden nimmt die Latenz des Maximums der GFP für die horizontale Orientierung im Mittel von 149 ms auf 144 ms, für die vertikale Orientierung von 139 ms auf 133 ms ab. Bei der Berechnung eines t-Testes unterscheidet sich die Latenz der GFP innerhalb einer Orientierung vor gegenüber nach dem Training nicht signifikant.

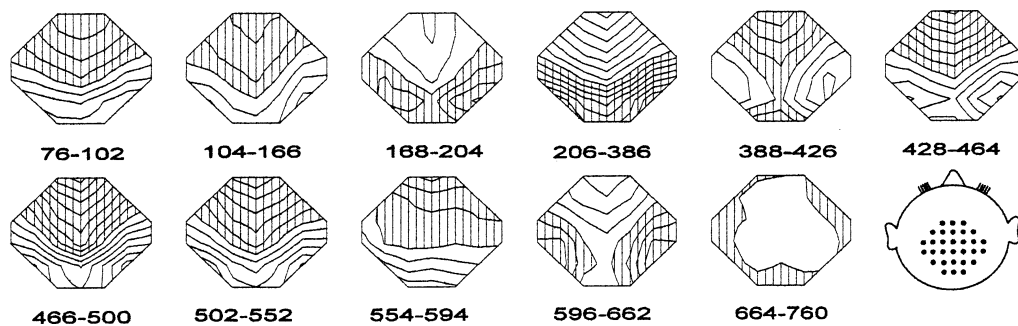
Betrachtet man die Änderung der Latenz der GFP für beide Orientierungen nach dem Training bei den 6 Probanden, so tritt bei 5 Probanden das Maximum der GFP in beiden Orientierungen früher auf. Bei einem Probanden kommt es für beide Orientierungen nach dem Training zu einer Zunahme der Latenz. Nimmt man bei der Berechnung des t-Testes diesen Probanden heraus, dann erhält man eine signifikante Latenzverkürzung für beide Orientierungen nach dem Training bei den verbliebenen 5 Probanden (Latenz H1/H2  $t = 2,09$ ,  $p = 0,10$ ; V1/V2  $t = 2,45$ ,  $p = 0,07$ ).

#### **4.2.1.4 Amplitude**

Das Anwachsen der GFP-Amplitude ist für die horizontale und die vertikale Orientierung nach dem Training bei der isolierten Betrachtung der 6 Probanden, die in deutlichem Umfang gelernt haben, höher als für alle 16 Probanden. Die Amplitude wächst nach dem Training in horizontaler Richtung von  $0,79 \mu\text{V}$  auf  $0,87 \mu\text{V}$  und in vertikaler Richtung von  $1,14 \mu\text{V}$  auf  $1,20 \mu\text{V}$ . Bei der Berechnung eines t-Testes ergeben sich für die Amplituden vor gegenüber nach dem Training für beide Orientierungen keine signifikanten Unterschiede (Amplitude H1/H2  $t = -0,89$ ,  $p = 0,42$ ; V1/V2  $t = -0,81$ ,  $p = 0,46$ ). Nur 2 Probanden zeigen für die vertikale und die horizontale Orientierung nach dem Lernen ein Anwachsen der Amplitude. Eine isolierte Betrachtung dieser beiden Probanden ist aufgrund der geringen Anzahl nicht sinnvoll.

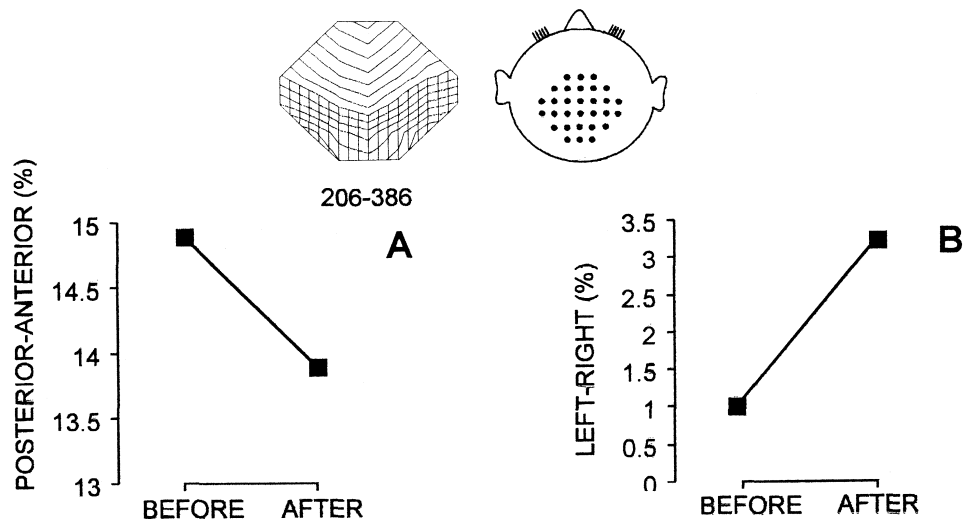
#### 4.2.1.5 Ladungsschwerpunkte (Zentroide)

Die Haupteigenschaften der Potentialfeldverteilung in den Karten kann durch die Lokalisation von negativen und positiven Ladungsschwerpunkten (Zentroide) beschrieben werden. Wie die in Abbildung 25 dargestellten Mikrozustände (Segmente) gewonnen wurden, wurde bereits im Kapitel 3.3.2 erklärt. Wir analysierten die Verteilung der Ladungsschwerpunkte über dem Hinterkopf während der ersten und der zweiten Hälfte des horizontalen und des vertikalen Trainings. Im Kapitel 3.1.1 wurde in Abbildung 9 bereits die Zentroidposition in bezug auf die Elektrodenanordnung dargestellt.



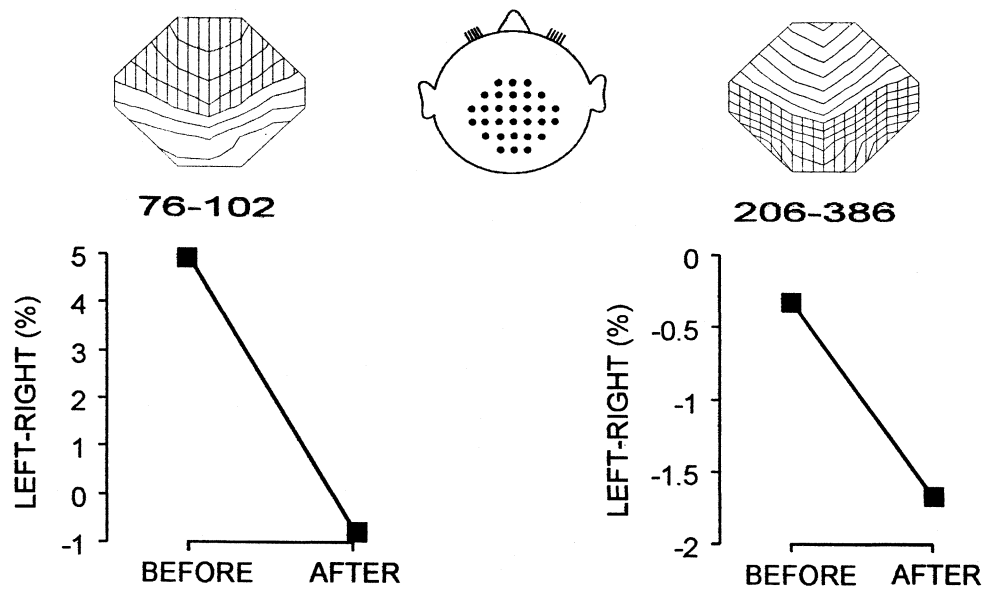
**Abbildung 25:** Mikrozustände (Segmente) mit Zeitbereichen gleicher Potentiallinienverteilung, die über alle Probanden und alle vier Bedingungen zusammengefaßt bestimmt wurden. Die Mikrozustände sind von unterschiedlich langer Dauer und liegen stets 2 ms auseinander. Schraffierte Bereiche zeigen Potentiale negativer Ladung, Potentiallinien zeigen Stufen von 0,1  $\mu$ V.

Im Bereich der Zentroide ergeben sich Signifikanzen. Im Segment 3, mit dem zugeordneten Zeitbereich von 206 bis 386 ms, ändert sich die Lage des negativen Zentroides in Posterior-Anterior- ( $F(1,15) = 8,97, p < 0,01$ ) und Links-Rechts-Richtung ( $F(1,15) = 6,89, p < 0,02$ ) nach dem Lernen signifikant gegenüber vor dem Lernen. Die Verschiebung ist in Abbildung 26 entsprechend der Elektrodenpositionen dargestellt. Abbildung 26 A zeigt die Lage des negativen Zentroids in Posterior-Anterior-Richtung. Nach dem Training wandert der negative Zentroid weiter nach hinten. Abbildung 26 B zeigt die Lage in Links-Rechts-Richtung. Nach dem Training liegt der negative Zentroid weiter rechts.

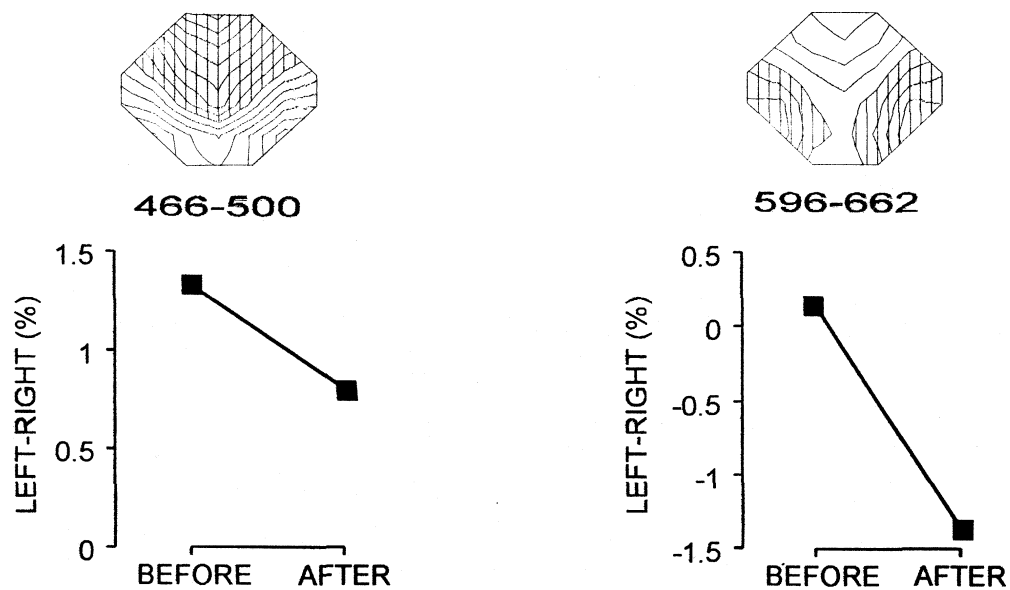


**Abbildung 26:** Posterior-Anterior- und Links-Rechts-Verteilung des negativen Zentroides im Segment 3 für den Zeitbereich von 206 bis 386 ms. (A) Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebungen des Zentroides in Posterior-Anterior-Richtung der Elektrodenposition vor und nach dem Lernen. Der negative Zentroid wandert weiter nach hinten. (B) Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebungen des Zentroides in Links-Rechts-Richtung der Elektrodenposition vor und nach dem Lernen. Der negative Zentroid wandert weiter nach rechts. Die Karte des zugehörigen Segmentes wird mit illustriert.

Im Segment 0, 3, 6 und 9 ändert sich die Lage des positiven Zentroides in Links-Rechts-Richtung (Segment 0:  $F(1,15) = 10,98$ ,  $p < 0,005$ ; Segment 3:  $F(1,15) = 4,99$ ,  $p < 0,05$ ; Segment 6:  $F(1,15) = 24,38$ ,  $p < 0,000002$ ; Segment 9:  $F(1,15) = 5,66$ ,  $p < 0,04$ ) signifikant nach dem Lernen gegenüber vor dem Lernen. Vor dem Lernen lagen alle Zentroide in der Mittellinie bis deutlich linkshemisphärisch, nach dem Lernen traten sie alle weiter in linkshemisphärischer Richtung verschoben auf. Die Verschiebungen sind in Abbildung 27 A/B und 28 A/B dargestellt.



**Abbildung 27:** Links-Rechts-Verteilung des positiven Zentroides im Segment 0 (76 bis 102 ms) und im Segment 3 (206 bis 368 ms). (A) Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebungen des Zentroides in Links-Rechts-Richtung der Elektrodenposition vor und nach dem Lernen im Segment 0. Der positive Zentroid wandert weiter nach links. (B) Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebungen des Zentroides in Links-Rechts-Richtung der Elektrodenposition vor und nach dem Lernen im Segment 3. Der positive Zentroid wandert weiter nach links. Die Karte des zugehörigen Segmentes wird mit illustriert.



**Abbildung 28:** Links-Rechts-Verteilung des positiven Zentroides im Segment 6 (466 bis 500 ms) und im Segment 9 (596 bis 662 ms). (A) Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebungen des Zentroides in Links-Rechts-Richtung der Elektrodenposition vor und nach dem Lernen im Segment 6. Nach dem Training liegt der positive Zentroid weiter links. (B) Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebungen des Zentroides in Links-Rechts-Richtung der Elektrodenposition vor und nach dem Lernen im Segment 9. Nach dem Training liegt der positive Zentroid weiter links. Die Karte des zugehörigen Segmentes wird mit illustriert.

Im Segment 0, 3 und 10 (ohne Abbildung) wandert der negative Zentroid nach dem Training nach rechts (Segment 0:  $F(1,15) = 6,05$ ,  $p = 0,03$ ; Segment 3:  $F(1,15) = 6,89$ ,  $p < 0,02$ ; Segment 10:  $F(1,15) = 7,99$ ,  $p < 0,015$ )

Es findet eine deutlichere räumliche Trennung des positiven und des negativen Zentroides in Links-Rechts-Richtung statt, da diese in entgegengesetzter Richtung auseinanderweichen.

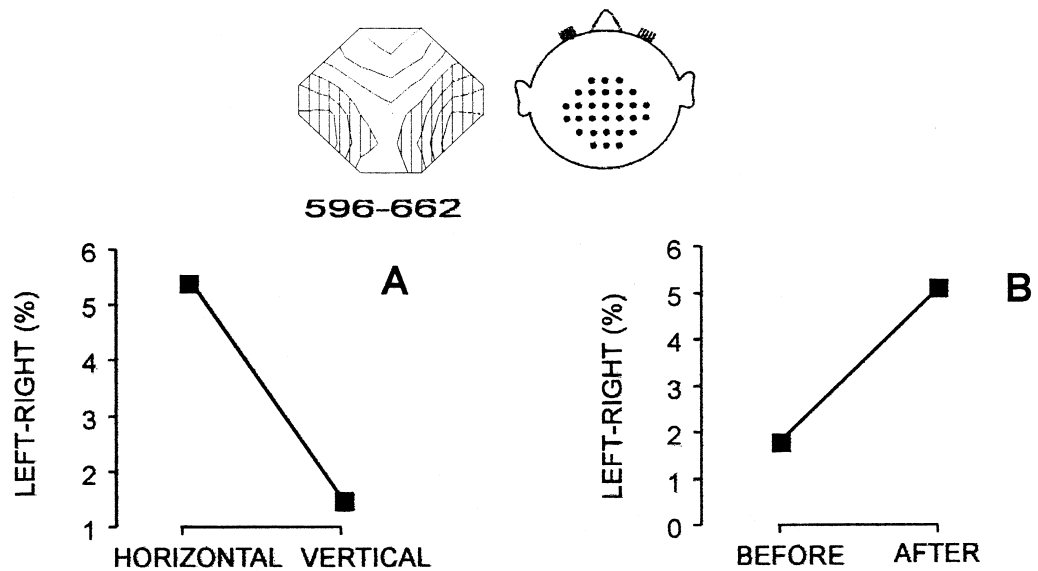
Für die Zentroide in Posterior-Anterior-Richtung ist dies ebenfalls der Fall. Hier wandert der positive Zentroid im Segment 5 nach dem Training nach hinten ( $F(1,15) = 6,17$ ,  $p < 0,03$ ) und der negative Zentroid im Segment 4 nach vorne ( $F(1,15) = 8,42$ ,  $p < 0,015$ ).

Im Segment 9 ergeben sich Abhängigkeiten für die Zeit und die Orientierung in Links-Rechts-Richtung. Hier wandert der negative Zentroid nach dem Training ebenfalls wie für Segment 0, 3 und 10 zuvor beschrieben nach rechts

( $F(1,15) = 6,90, p < 0,02$ ) und entfernt sich dabei vom positiven Zentroid ( $F(1,15) = 5,66, p < 0,04$ ).

In bezug auf die Orientierung ergibt sich in diesem Segment eine Wanderung von rechts nach links ( $F(1,15) = 5,56, p < 0,04$ ), entgegengesetzt der Zeit, siehe Abbildung 29 A/B. Im Segment 5 ergibt sich eine Abhängigkeit für die Zeit und die Orientierung in Posterior-Anterior-Richtung, die sich nicht weiter aufschlüsseln läßt. Sowohl der Zentroid in der horizontalen als auch in der vertikalen Orientierung wandert nach dem Training weiter nach vorne.

Insgesamt lag der positive Zentroid während der Präsentation des zweiten Blockes von 600 Versätzen, als die Diskriminierungsfähigkeit anstieg, in den Segmenten 0, 3, 6 und 9 weiter links und der negative Zentroid in den Segmenten 0, 3 und 10 weiter rechts und im Segment 3 weiter hinten. Es fand eine größere räumliche Trennung der entgegengesetzt geladenen Schwerpunkte statt. Wie dies zu interpretieren ist bleibt offen. Wesentlich ist die Verschiebung des negativen Zentroides im Segment 3, welches den in allen vorherigen Auswertungen interessierenden Zeitbereich von 200 bis 300 ms enthält. Hier kann die Verschiebung nach hinten dahingehend interpretiert werden, daß die neuronalen Populationen der primären visuellen Hirnrinde als Ort des Lernens bei unseren Probanden angesehen werden muß, denn die primäre Sehrinde liegt am weitesten occipital.



**Abbildung 29:** A: Lage des negativen Zentroids im Segment 9 in Bezug auf die Orientierung. Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebung in Links-Rechts-Richtung zwischen horizontaler und vertikaler Orientierung. B: Lage des negativen Zentroids im Segment 9 in Bezug auf die Zeit. Die Y-Achse zeigt den Prozentsatz der Verschiebung in Links-Rechts-Richtung. Die Karte des zugehörigen Segmentes wird mit illustriert.

## **5 Diskussion**

### **5.1 Psychophysik**

#### **5.1.1 Prozentsatz der Lernenden**

In diesem Experiment haben 75% der Probanden nach dem Training eine niedrigere Schwelle gezeigt, d.h. sie haben gelernt im Bereich des Noniussehens besser zu diskriminieren. Ähnliche Prozentsätze sind in der Literatur beschrieben, Saarinen & Levi (1995) veröffentlichten, daß drei von vier Personen beim Training mit Noniuslinien lernen.

#### **5.1.2 Höhe des Lernzuwachses**

Die Noniusschwellen der 23 Teilnehmer waren am Anfang des Experimentes sehr unterschiedlich und der Lernzuwachs reichte von wenigen Prozent der Verbesserung bis zur 3-fachen Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit.

Eine ähnlich große interindividuelle Variation der Diskriminierungsfähigkeit für Noniuslinien wird in der Literatur beschrieben. Bei Saarinen & Levi (1995) verbesserte ein Proband seine Ausgangsschwelle um den Faktor 6, ein weiterer Proband um 50%, der dritte Proband um 30% und der vierte Proband verbesserte seine Anfangsschwelle überhaupt nicht. McKee & Westheimer (1978) beschreiben bei ihren Probanden eine interindividuelle Variation von 2% bis 70% Verbesserung gegenüber der Anfangsschwelle. Die im Verhältnis zu meinen Daten geringe Variation ergibt sich, da die Autoren ihre Probanden nach guter Diskriminierungsfähigkeit vorselektierten. Bei ungeübten Probanden, wie in meinem Experiment, hätten McKee und Westheimer vermutlich eine ähnlich hohe Variation gefunden.

#### **5.1.3 Schwellen für verschiedene Orientierungen**

In der Literatur sind für die Diskriminierungsfähigkeit der horizontalen und der vertikalen Noniuslinien ähnliche Schwellenwerte beschrieben. In meinem Experiment lagen die vertikalen unter den horizontalen Schwellen.

McKee & Westheimer (1978) trainierten ihre Probanden mit diagonalen, vertikalen und horizontalen Noniuslinien. Nur die Anfangsschwelle für die diagonale Orientierung unterschied sich signifikant von der horizontalen und der vertikalen Orientierung, die Anfangsschwellen der vertikalen und der horizontalen Orientierung unterschieden sich untereinander nicht signifikant.



Auch Fahle & Edelman (1993) fanden bei der Testung mit festen Noniusversätzen von 5, 7,5 und 10 Winkelsekunden keinen signifikanten Unterschied für die Diskriminierungsfähigkeit von horizontalen und vertikalen Noniuslinien.

Bei meinen Probanden lag im Experiment 1 und 2 die vertikale Schwelle sowohl vor als auch nach dem Training unter der horizontalen Schwelle. Ein signifikanter Unterschied der vertikalen gegenüber der horizontalen Schwelle fand sich dabei nur bei der Anfangsschwelle im Experiment 1. Trotz der niedrigeren vertikalen Schwellen zeigen auch meine Daten keine signifikant bessere Diskriminierungsfähigkeit für die vertikale Orientierung, sondern nur eine Tendenz zur besseren Diskriminierung vertikaler Linien. Dabei könnte eine Rolle spielen, daß vertikale Linien in unserer Umwelt eine größere Bedeutung haben als horizontale Linien.

#### **5.1.4 Was lernen die Probanden**

Führt man Lernexperimente an der Grenze der Wahrnehmung durch, stellt sich die Frage, was eigentlich gelernt wurde. Auf diese Frage existieren die unterschiedlichsten Antworten.

##### **Konzentration**

McKee & Westheimer (1978) fragten ihre Probanden, was sie beim Training mit Noniuslinien an der Schwelle lernen würden. Die Probanden hatten den Eindruck, sie lernten sich zu konzentrieren.

Von meinen Probanden zeigte der Proband in Abbildung 17 F einmalig einen extremen Schwellenanstieg (siehe psychophysischer Ergebnisteil). Als er nach dem Grund gefragt wurde, der zu dem Schwellenanstieg geführt hatte, lautete die Antwort, er habe sich nicht konzentrieren können.

##### **Rückmeldung**

Welche Rolle spielt die Rückmeldung über die Korrektheit der Antwort der Probanden bei Wahrnehmungsexperimenten?

Fahle & Edelman (1993) schreiben, die Probanden lernen auch ohne Korrektur, ein signifikanter Einfluß der Korrektur auf die Lerngeschwindigkeit konnte nicht entschieden werden.

McKee & Westheimer (1978) veröffentlichen, Korrektur ist nicht nötig, um niedrigere Schwellen zu erhalten.

Gibson (1953) sieht den Faktor der Korrektur als signifikante, eventuell sogar als essentielle Variable für die Verbesserung an.

Wir haben bei unseren Probanden während der Messung zur Bestimmung der Schwelle Rückmeldung gegeben, ob sie richtig geantwortet hatten. Das bedeutet, daß bei jeder falschen Tastenantwort ein Ton zu hören war. Da der Proband weiß, ob er irrtümlich die falsche Taste gedrückt, oder nicht gesehen hatte, in welche Richtung der Versatz ging, konnte er durch die Rückmeldung die Antwort für sich korrigieren. Eine Kontrollgruppe ohne Korrektur wurde nicht gemessen.

### **Fixation**

Bei der Frage nach dem, was die Probanden lernen, wenn sich die Diskriminierungsfähigkeit verbessert, wurde auch der Punkt des besseren Fixierens und Stabilisierens des Blickes als Ursache der Schwellenänderung diskutiert.

Skrandies & Fahle (1994) argumentieren, daß der Anstieg der Schwelle nach der Änderung der Orientierung der Noniuslinien gegen einen Effekt der stabileren Fixation auf die Schwelle spricht, da nicht zu erwarten ist, daß ein stabileres Fixationsmuster von der Orientierung des Reizes abhängig ist.

Meine Versuchspersonen zeigten ebenfalls einen signifikanten Anstieg der Schwelle nach der Änderung der Orientierung der Noniuslinien. Die Augenbewegungen der Experimentteilnehmer wurden durch ein Electrooculogramm (EOG) aufgezeichnet. Die Häufigkeit der Augenbewegungen änderte sich am Ende der Messung gegenüber dem Beginn nicht. Anhand dieser Befunde gehe ich davon aus, daß sich das Fixationsmuster der Experimentteilnehmer während des Trainings nicht verändert hat und deshalb nicht die Ursache für die Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit sein kann.

### **Visus**

Westheimer (1982) spricht bezüglich der Abhängigkeit der Diskriminierungsfähigkeit für Noniuslinien von der Sehschärfe von zwei unterschiedlichen Konzepten. Die Stufe von der gewöhnlichen Sehschärfe (z.B. Landoltvisus) zur Noniussehschärfe ist so groß, daß es sich nicht mehr um eine rein quantitative Änderung des Sehens, sondern um eine qualitative Änderung des Sehens handelt, was zu einer unterschiedlichen Verarbeitung im visuellen Kortex führt.

Ein Proband meiner Untersuchung mit einem beidäugigen Visus von 0,6, nach der Bestimmung mit Landoltringen, erreichte horizontal nach dem Training eine Diskriminierungsfähigkeit für einen Noniusversatz von 3". Dies entspricht der unteren Grenze der Diskriminierungsfähigkeit für Noniusversätze und spricht für die Unabhängigkeit des Landoltvisus und des Noniusvisus. Allerdings habe ich den Probanden aufgrund des schlechten Visus, die untere Grenze für den beidäugigen

Visus lag bei 0,8, aus der Auswertung herausgenommen. Zusätzlich ergab eine Varianzanalyse über alle Versuchspersonen keine Abhängigkeit zwischen dem Visus, anhand von Landoltringen bestimmt und der Diskriminierungsfähigkeit von Noniusversätzen. Probanden mit einem beidäugigen Visus größer und gleich 1,0 zeigten keine bessere Diskriminierungsfähigkeit als Probanden mit einem beidäugigen Visus von 0,8. Ich konnte keinen Zusammenhang zwischen dem Visus und der Diskriminierungsfähigkeit für Noniusversätze finden.

### **Diskriminationsfähigkeit**

Die Probanden lernen beim Training mit Noniuslinien besser zu diskriminieren.

Saarinen & Levi (1995) vermuteten, da Noniuslernen orientierungsspezifisch ist, daß bei einer besseren Diskriminierungsfähigkeit die Änderung der Informationsverarbeitung in den Neuronen geschieht, die als Orientierungskanäle wirken. Sie präsentierten ihren Experimentteilnehmern Blöcke von unmaskierten und maskierten Noniuslinien. Die maskierten Noniuslinien waren von optischem Rauschen unterschiedlicher Orientierung zwischen  $5^\circ$  und  $90^\circ$  überlagert. Sie fanden, daß nur Probanden deren Schwelle beim Training mit unmaskierten Linien besser wurde, sich auch bei den maskierten Linien verbessern konnten. Die Schwelle sank jedoch durch das Training nicht gleichmäßig für alle Orientierungen, sondern am stärksten bei der Orientierung, die den größten Abstand zu der Orientierung hatte, die den größten Schwellenanstieg zu Beginn verursacht hatte. Es ergab sich also eine Gaußverteilung. Der höchste Schwellenanstieg trat bei allen Probanden mit einer Maskierung von 10 bis  $20^\circ$  auf. In diesem Bereich lernten die Probanden auch nur geringfügig während des Trainings. Vor dem Training lag die höchste Schwelle im Mittel bei allen Probanden bei  $24^\circ$ , nach dem Training bei  $19^\circ$ . Es ergab sich kein relevanter Unterschied. Die niedrigsten Schwellen ergaben sich mit einer Maskierung von 60 bis  $80^\circ$ . Da sich keine gleichmäßige Verbesserung für alle Orientierungen finden ließ, können Faktoren, die kein echtes Lernen darstellen, für den Trainingseffekt nicht verantwortlich sein.

Stimulismuster werden durch orientierungsspezifische räumliche Filter verarbeitet. Bisher wurde angenommen, daß die Funktion solcher Filter nach der sogenannten sensiblen Phase nicht mehr beeinflußt werden kann. Es muß jedoch davon ausgegangen werden, daß eine Änderung auch durch Training nach dieser sensiblen Periode erreicht werden kann. Dieses Phänomen bezeichneten die Autoren als Tuningkurve des Noniussehens.

In meinem Experiment zeigte sich, sowohl bei der Änderung der Orientierung von horizontal nach vertikal, als auch umgekehrt, zunächst eine signifikante Verschlechterung der Diskriminierungsfähigkeit. Das Lernen ließ sich folglich nicht von einer auf die andere Orientierung übertragen, sondern erfolgte orientierungsspezifisch. Daher gehe ich davon aus, daß orientierungsselektive Neurone bei der Diskriminierung von Noniuslinien zumindest mit beteiligt sind.

#### **5.1.5 Transfer**

Bei jedem Lernen findet ein Transfer statt. Im Bereich von Wahrnehmungsexperimenten interessiert, ob das Gelernte stimulusspezifisch ist, oder auf einen anderen Reiz übertragen werden kann. Findet keine Übertragung des Gelernten zwischen zwei unterschiedlichen Reizen statt, kann ausgesagt werden, daß die Reize vom Visuellen System unterschiedlich bearbeitet werden. Läßt sich dagegen eine Übertragung einer, mit einem bestimmten Reiz erworbenen, besseren Fähigkeit auf einen anderen Reiz finden, dann haben beide Reize denselben Bearbeitungsweg im Visuellen System, es handelt sich um ähnliche Reize.

Für die Noniuslinien wird von Fahle & Edelman (1993) eine Übertragung des Lernerfolges zwischen unterschiedlich großen Versätzen gleicher Orientierung beschrieben. Probanden, die mit Versätzen von 10, 15 und 20 Winkelsekunden trainiert hatten, zeigten bei der Halbierung der Versätze auf 5, 7,5 und 10 Winkelsekunden keinen Schwellenanstieg, sondern eine weitere, kontinuierliche Verbesserung.

Bei einer Änderung der Orientierung der Noniuslinien von horizontal nach vertikal und umgekehrt zeigten die Probanden zunächst einen signifikanten Schwellenanstieg und erst nach dem Training ein erneutes Absinken der Schwelle. Eine Übertragung der besseren Diskriminierungsfähigkeit, die beim Training mit horizontalen Linien erworben wurde, auf ein vertikales Reizmuster und umgekehrt fand nicht statt.

Die Befunde meiner experimentellen Untersuchung stimmen mit den oben dargestellten Ausführungen überein. Meine Probanden trainierten mit einem Versatz von 50 Winkelsekunden. Danach wurde getestet, ob sich die individuelle Schwelle verbessert hatte. Die individuellen Schwellen lagen mit 3 bis 30 Winkelsekunden deutlich darunter. Trotzdem trat nach dem Training eine signifikante Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit für beide Orientierungen auf. Ein Transfer des Gelernten von 50 Winkelsekunden auf die individuelle Schwelle konnte beobachtet werden.

Nach der Änderung der Reizorientierung konnte kein Transfer gefunden werden, die Schwellen stiegen zunächst signifikant an und fielen erst mit weiterem Training wieder ab.

Reize mit unterschiedlicher Orientierung werden vom Visuellen System unterschiedlich verarbeitet. Die Weitergabe der Information Orientierung findet in spezifischen Orientierungskanälen statt (siehe Theoretische Grundlagen Kortikale Areale Abbildung 6).

Was sind ähnliche Reize?

Gibson (1953) beschreibt eine Übertragung zwischen sehr ähnlichen Reizen.

Fiorentini & Berardi (1980) beschreiben ähnliche Reize. Das Wahrnehmungslernen beim Training mit Gittern unterschiedlicher Frequenzen ist spezifisch für Orientierung und räumliche Frequenz bei einer Orientierungsänderung von  $90^\circ$  und einer Frequenzänderung, die eine und mehr als eine Oktave beträgt. Bei einer Änderung der Orientierung um den Betrag von  $30^\circ$  konnte das Gelernte auf den neuen Reiz transferiert werden. Ebenso änderte sich die Diskriminierungsfähigkeit nach dem Training mit einer bestimmten räumlichen Frequenz nicht, wenn diese um den Betrag einer halben Oktave verändert wurde. Für die Orientierungsdedektoren des visuellen Systems sind demnach Reize, die sich in der Orientierung um wenige Grad (bis zu  $30^\circ$ ) unterscheiden ähnliche Reize.

### **5.1.6 Zeitlicher Verlauf**

Wie sieht der zeitliche Verlauf des Trainingserfolges aus?

Karni & Sagi (1993) berichten über eine anfänglich schnelle, rapide Sättigung der Verbesserung schon während der ersten Sitzung, die dann während den weiteren Sitzungen in eine stabile Phase überging. Erst 8 Stunden nach dem letzten Training zeigten die Beobachter erneut eine große Verbesserung der Schwelle. Das erworbene Lernniveau hielt über 2 bis 3 Jahre an.

Die Ergebnisse von McKee & Westheimer (1978) zeigen ebenfalls, daß nach 2 Monaten die Noniusschwellen auf dem erlernten Niveau erhalten sind.

Den zeitlichen Verlauf der Diskriminierungsfähigkeit während des Trainings habe ich psychophysisch nicht untersucht. Da die Frage, ob eine Übertragung zwischen einem festen Versatz von 50 Winkelsekunden und der individuellen Schwelle erfolgt, untersucht werden sollte, konnte während des Trainings nicht die Schwelle bestimmt werden. Der Proband gewinnt bei der Schwellenbestimmung ebenfalls

an Diskriminierungsfähigkeit hinzu, diese Verbesserungsmöglichkeit sollte möglichst gering gehalten werden.

Bei einer Versuchsperson wurde von mir nach 9 Wochen erneut die Diskriminierungsfähigkeit für horizontale und vertikale Noniuslinien bestimmt (Siehe Psychophysischer Ergebnisteil Abbildung 19). Das Lernniveau war über diesen Zeitraum für beide Orientierungen behalten worden.

## **5.2 Elektrophysiologie**

Die elektrophysiologischen Daten wurden von denselben Probanden während derselben experimentellen Sitzung wie die psychophysischen Daten gewonnen und können so als direktes neurophysiologisches Korrelat der Änderungen der Diskriminierungsleistung gesehen werden.

Die Existenz kortikaler Plastizität sensorischer Funktionen im Menschen wurde schon durch frühere Studien der somatosensorischen 2-Punkte-Diskrimination angenommen. Teuber (1949) und Haber (1958) fanden verbesserte Wahrnehmungsfähigkeiten der Haut in der Umgebung des Stumpfes eines amputierten Gliedes. Später konnten diese Phänomene auf experimenteller Basis von vielen Autoren erklärt werden.

Merzenich et al. (1984) beschrieb die Änderung der kortikalen Repräsentation nach der Amputation eines Fingers bei Affen.

Gilbert & Wiesel (1992) untersuchten die Änderungen der Informationsverarbeitung nach Netzhautläsionen bei Katzen. Sie fanden eine Bewegung und ein Anwachsen der rezeptiven Felder in der Sehrinde, verhältnismäßig wenig Änderung zeigte sich in darunterliegenden Verarbeitungszentren wie dem Corpus Geniculatum Laterale.

Newsome et al. (1994) trainierten mit erwachsenen Affen, aus optischem Rauschen eine horizontale oder vertikale Bewegungsrichtung unterschiedlicher Ausprägung zu diskriminieren. Nach dem Training zeigten die Affen eine bessere Diskriminierungsfähigkeit. Als elektrophysiologisches Korrelat zeigten die richtungsspezifischen Rindenneurone eine Änderung der Empfindlichkeit. Das Antwortpotential nach Reizung mit der bevorzugten Richtung des Neurons fiel signifikant höher aus. Die Autoren beschreiben, daß eine verbesserte Diskriminierungsfähigkeit von einem trainierten auf ein untrainiertes rezeptives Feld übertragbar war.

Die rezeptiven Felder stehen nur auf Rindenebene in Verbindung, sodaß die Änderungen der Sehrinde zuzuschreiben waren.

Recanzone et al. (1993) führten mit Affen eine Ton-Frequenz-Diskriminierungsaufgabe durch. Dabei fanden die Autoren, Training kann die tonotopische Organisation der primären Hörrinde ändern, und die Änderung korreliert mit Änderungen der Wahrnehmungsschärfe. Nach dem Training wird eine Vergrößerung der kortikalen Repräsentation und ein höheres Antwortpotential des einzelnen Neurons beschrieben. Jedoch korrelierte nur das Repräsentationsareal der Rinde mit der Leistung im Experiment.

Alle Autoren beschreiben invasiv gemessene elektrophysiologische Änderungen überwiegend in der Rinde des trainierten Sinnessystems. Als Änderungen werden dabei Vergrößerungen der rezeptiven Felder bzw. Anwachsen der Repräsentationsareale und höhere Antwortpotentiale des einzelnen Neurons gefunden.

### **5.2.1 Art des Potentials**

Wir beobachteten Änderungen in der Hirnaktivität während des Wahrnehmungslernens über die Zeit. Zu Beginn des Experimentes war die Komponentenlatenz länger und die Amplitude geringer als nach dem Lernen. Verbesserte sensorische Funktionen gehen also mit effizienteren neurophysiologischen Prozessen einher. Die Änderungen traten im Zeitbereich von 200 bis 300 ms auf.

In der Studie von Skrandies & Fahle (1994) mit ähnlichem Reizmaterial wurde ein ähnlicher Zeitbereich gefunden.

Bei einer Figur-Hintergrund Unterscheidungsaufgabe (Landis et al. 1984) wurde ein ähnliches Zeitfenster von 224 bis 256 ms gefunden und eine ähnliche Potentialverteilung mit einer erhöhten Negativität über der Occipitalregion beschrieben.

Abgegrenzt werden muß das Erwartungspotential, ebenfalls ein occipital auftretendes negatives Potential im Zeitbereich von 200 bis 300 ms, dessen Erhöhung von Brandeis und Lehmann (1989) beschrieben wurde, wenn Probanden auf einen Stimulus aufmerksam warten. In meinem Experiment ist durch die Präsentation desselben Stimulus von mehreren 100 Malen eine Beeinflussung der Hirnantwort durch die Aufmerksamkeit nicht zu erwarten, wenn doch, wäre von einer Abnahme der Aufmerksamkeit auszugehen.

In den nächsten Kapiteln sollen die von mir gefundenen Änderungen der Global-Field-Power (GFP) zwischen 200 bis 300 ms näher beschrieben werden, die wie

im Kapitel 3.3 beschrieben, die räumliche Standardabweichung aller Elektroden vom Mittelwert ist, ein Maß für die gesamte elektrische Feldstärke.

### **5.2.2 Elektrophysiologisches Korrelat der besseren Diskriminierungsfähigkeit zwischen zwei Orientierungen**

Im psychophysischen Teil meines Experimentes fiel bei den Schwellenbestimmungen auf, daß die Probanden im Mittel für die vertikale Orientierung gegenüber der horizontalen Orientierung sowohl vor als auch nach dem Training eine bessere Schwelle erzielten. Die Anfangsschwellen der beiden Orientierungen unterscheiden sich signifikant, die Endschwellen der beiden Orientierungen fast signifikant. Das Visuelle System des Menschen zeigt eine bessere Diskriminierungsfähigkeit für vertikale Linien.

In den elektrophysiologischen Daten tritt das Maximum der GFP für die vertikale Orientierung gegenüber der horizontalen Orientierung sowohl vor als auch nach dem Training früher auf. Der Mittelwert für die Latenz des Maximums der GFP liegt für die vertikale Orientierung vor dem Training signifikant unter dem Mittelwert für die horizontale Orientierung, nach dem Training ebenfalls.

Als elektrophysiologisches Korrelat der besseren Diskriminierungsfähigkeit des Visuellen Systems für vertikale Linien tritt das Maximum der GFP signifikant früher auf.

Dieser Befund stimmt mit Ergebnissen überein, die von Skrandies (1984) bei der Präsentation von diagonalen, horizontalen und vertikalen Gittern gefunden wurden. Die Latenz des Maximums der GFP war für die vertikale Orientierung am kürzesten.

Zusätzlich zeigten meine Probanden im Mittel auch eine höhere Amplitude des Maximums der GFP bei der Präsentation der vertikalen Noniuslinien gegenüber den horizontalen Linien. Für alle 16 Probanden, ohne Unterscheidung, ob gelernt wurde, unterscheiden sich die Amplituden der horizontalen und der vertikalen Orientierung nur vor dem Training signifikant. Bei der isolierten Betrachtung der 12 Probanden, die psychophysisch in beiden Orientierungen gelernt haben, unterscheiden sich auch die Amplituden der horizontalen und der vertikalen Orientierung nach dem Training signifikant. Neben der Verkürzung der Latenz stellt die höhere Amplitude ebenfalls das elektrophysiologische Korrelat für die bessere Diskriminierungsfähigkeit dar.



### **5.2.3 Elektrophysiologisches Korrelat der besseren Diskriminierungsfähigkeit innerhalb einer Orientierung**

Aufgrund der gefundenen Latenzverkürzung und Amplitudenzunahme als elektrophysiologische Korrelate für die bessere Diskriminierungsfähigkeit für vertikale gegenüber horizontalen Linien, stellt sich die Frage, ob eine Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit durch Training innerhalb einer Orientierung ebenfalls zu Latenzverkürzung und Amplitudenzunahme führt?

Über alle 16 Probanden konnte dies nicht bewiesen werden.

### **5.2.4 Elektrophysiologische Änderung nur bei gewissem Lernumfang**

Da das elektrophysiologische Korrelat für die Wahrnehmungsverbesserung untersucht werden soll, habe ich, wie im Kapitel 4.2.2.3 dargestellt, die 6 Probanden, die am meisten hinzugelernt haben zusätzlich ausgewertet.

#### **Latenz**

Es bestand eine signifikante Latenzverkürzung für beide Orientierungen nach dem Training bei den verbliebenen 5 Probanden.

Zu diskutieren ist bei den im Kapitel 4.2.2.3 dargelegten Ergebnissen, ob das elektrophysiologische Korrelat der psychophysischen Verbesserung erst bei einer deutlichen Verbesserung auftritt. Dann wäre zwischen den Probanden, die zwischen 1,5 und 4 Winkelsekunden pro Orientierung gelernt haben, und den Probanden, die zwischen 6 und 12 Winkelsekunden gelernt haben, zu unterscheiden. Das Lernen der ersten Gruppe wäre zum einen wegen des geringen Umfangs als fraglich anzusehen. Zum anderen könnte man, wenn man die Latenzverkürzung als elektrophysiologisches Korrelat des Lernens voraussetzt, von den elektrophysiologischen Befunden ausgehend behaupten, daß die Probanden mit der geringen Schwellenverbesserung nicht gelernt haben, da keine signifikante Latenzverkürzung auftrat. Elektrophysiologisch ließe sich dann Lernen eindeutiger definieren.

In der Literatur wird ebenfalls beschrieben, daß elektrophysiologische Veränderungen nur bei einer Verbesserung der Wahrnehmung gefunden werden.

Recanzone et al. (1992) untersuchten die topographische Reorganisation der Handrepräsentation in der Hirnrinde von erwachsenen Affen, die mit einer taktilen Frequenz-Diskriminierungs-Aufgabe trainiert wurden. Änderungen der

topographischen Reorganisation fanden die Autoren dabei nur bei den Affen, die ihre taktile Frequenzdiskriminierungsfähigkeit durch das Training verbessert hatten.

#### **5.2.4.1 Woher resultiert die kürzere Latenz?**

Recanzone, Merzenich & Schreiner (1992) führten wie bereits oben erwähnt mit Affen eine taktile Diskriminierungsaufgabe durch. Als elektrophysiologisches Korrelat fanden die Autoren in den Rindenneuronen eine größere Amplitudenantwort und ein früheres Auftreten des Peaks. Diesen Befund erklärten sie mit einer kohärenteren Antwort der Subpopulation.

Skrandies (1984) beschreibt eine signifikant höhere Latenz der Komponente bei schrägen gegenüber horizontalen und vertikalen Gittern. Um diese Komponente im EEG entdecken zu können, muß eine große neuronale Population synchron aktiviert werden. Es wäre möglich, daß diese synchrone Aktivierung der kortikalen neuronalen Populationen für die schräge Orientierung länger dauert, dies führt zu einer längeren Latenz der Komponente.

Übertragen auf die Latenzverkürzung durch Training, führt anhaltende Stimulation zu einer synchroneren Aktivierung der neuronalen Population.

#### **5.2.4.2 Amplitude**

Eine Amplitudenzunahme als elektrophysiologisches Korrelat der Verbesserung der Wahrnehmungsleistung konnte im Mittel über alle 16 Probanden, deutlicher über die 6 Probanden mit dem größten Lernumfang, gefunden aber nicht bewiesen werden.

Ähnliche Arbeiten zum Verhalten der GFP-Amplitude bei der Verbesserung der Diskriminationsfähigkeit in Wahrnehmungsexperimenten sind mir nicht bekannt.

Bei Levi et al. (1983) variiert die Amplitude der visuell evozierten Potentiale, hervorgerufen durch einen Noniuslinienversatz, systematisch mit der Größe des Versatzes. Dieser Befund steht nicht im Widerspruch zu meiner These, sondern läßt sich vereinbaren. Die Amplitude der GFP kann durch die Größe des Versatzes und die Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit beeinflusst werden.

#### **5.2.4.3 Woher resultiert das Anwachsen der GFP-Amplitude**

Nach Lehmann & Skrandies (1980) ist die Größe des GFP-Maximums das elektrophysiologische Korrelat für eine größere neuronale Antwort. Eine größere

neuronale Antwort kann aus der Erhöhung des Antwortpotentials einzelner Neurone oder aus der Aktivierung einer größeren Anzahl von Neuronen resultieren.

Zunächst soll die erste Möglichkeit, die GFP-Größe hängt von der Stärke der einzelnen neuronalen Antwort ab, angenommen werden.

Recanzone, Merzenich & Schreiner (1992) beschreiben eine Potentialerhöhung bei Einzelneuronen der Rinde des Sinnessystems nach dem Training.

Die Potentialerhöhung bei einzelnen Neuronen könnte spekulativ höhere GFP-Werte erklären.

Die zweite Möglichkeit, die GFP-Größe hängt davon ab, ob viel oder wenig Neurone synchron aktiviert werden, ist wesentlich wahrscheinlicher.

Zusätzlich führten Recanzone, Schreiner & Merzenich (1993) eine Ton-Frequenz-Diskriminierungsaufgabe durch und beschreiben ein Anwachsen des Repräsentationsareals der trainierten Tonfrequenz, d.h. ein größeres Repräsentationsareal enthält mehr Neurone, folglich werden mehr Neurone aktiviert.

Woher stammen diese Neurone? Recanzone et al. (1992) beschreiben die kortikale Repräsentation der trainierten Hand substantiell komplexer im topographischen Detail. Die Repräsentation des lokal begrenzten, trainierten Hautareals war signifikant größer, die allgemeine Ausdehnung und Repräsentation des stimulierten Fingers war nicht größer. Das Anwachsen der Repräsentation des stimulierten Hautareals erfolgte, indem Gebiet von den angrenzenden, nicht stimulierten Hautarealen geborgt wurde. Die größere Neuronenzahl wird im somatosensorischen Kortex aus den angrenzenden Gebieten gewonnen.

Im wesentlich komplexer organisierten Visuellen System ist dies nicht der Fall, denn ich habe beispielsweise keinen Einfluß der Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit in horizontaler Richtung auf die vertikale Orientierung gefunden. Hätte die Verbesserung in horizontaler Richtung durch Rekrutierung von Zellen der vertikalen Orientierung stattgefunden, hätte die Leistung in der Anfangsschwelle der vertikalen Orientierung signifikant unter der Anfangsschwelle der horizontalen Orientierung liegen müssen. Es fanden sich jedoch stets ähnliche Anfangsschwellen für beide Orientierungen innerhalb einer Versuchsperson. Einwänden könnte man jedoch, daß durch die Kenntnis des säulenartigen Aufbaus der primären Sehrinde sicher ist, daß die horizontale und die vertikale Orientierung räumlich nicht in unmittelbarer Nähe verarbeitet werden. Die Zellrekrutierung findet aber immer in unmittelbarer Nähe statt. Daher müßte man hier Orientierungsunterschiede zwischen  $30^\circ$  (siehe Kapitel 5.1.5 ähnliche Reize werden transferiert)

und maximal 90° untersuchen. Fände Zellrekrutierung in unmittelbarer Nähe statt, dann müßte sich eine Verschlechterung der Diskriminierungsfähigkeit an der Grenze zur Transferierbarkeit bei 30° bis 45° zeigen.

#### **5.2.4.4 Ort des Lernens**

Zu Beginn des Kapitels 5.2 habe ich bei der Darstellung der Befunde verschiedener Autoren mit invasiver Ableitungstechnik der Antworten einzelner Neurone übereinstimmend für verschiedene sensorische Funktionen die Lokalisation des größten Ausmaßes der Plastizität im Bereich der Hirnrinde gefunden. Das Visuelle System des Menschen ist besonders komplex und besteht aus primären, sekundären und assoziativen Zentren, die alle in der Hirnrinde lokalisiert sind. Im folgenden soll eine nähere Lokalisation des Ortes der neurophysiologischen Änderungen in meinem Experiment versucht werden.

In den elektrophysiologischen Messungen zeigen sich steile Potentialgradienten über den occipitalen Hirnarealen, weshalb die neurophysiologischen Änderungen durch Wahrnehmungslernen am wahrscheinlichsten in der darunterliegenden Sehrinde geschehen.

Eine Differenzierung zwischen primären oder extrastriären Arealen ist jedoch anhand dieses Aspektes nicht möglich. Hier könnte die Tatsache, daß der negative Zentroid nach dem Training weiter posterior liegt dahingehend interpretiert werden, daß die neuronalen Populationen der primären Sehrinde am wahrscheinlichsten als Ort des Lernens in unserem Experiment angesehen werden müssen, denn die primäre Sehrinde ist im visuellen System am weitesten occipital gelegen.

Aufgrund des Reizaufbaus durch einfache Linien ist ebenfalls eine Aktivierung der primären Sehrinde zu erwarten, da man aufgrund umfangreicher Studien weiß, daß dort hauptsächlich rezeptive Felder vom einfachen Typ existieren (siehe Kapitel 2), die eine starke neuronale Aktivierung durch einfache Lichtbalken mit richtiger Orientierung zeigen.

Der Ort des Lernens ist folglich in meinem Experiment am ehesten der primären Sehrinde zuzuschreiben. Die Art des Lernens kann man sich als ein "Wecken von stummen synaptischen Verbindungen" vorstellen ( nach Schmidt & Thews 1997). Bei den synaptischen Verbindungen handelt es sich um einen speziellen Synapsentyp, die Hebb-Synapse, die vor allem an den Dendriten der Pyramidenzellen der Hirnrinde vorkommt. Diese Zellen reduzieren bei wiederholter Erregung durch dieselbe Nachbarzelle ihre Feuerrate, wie sonst im zentralen Nervensystem üblich,

nicht, sondern durch simultane Erregung wird die Effizienz der Erregung zwischen beiden Zellen durch einen Wachstumsprozeß oder eine Stoffwechseländerung erhöht. Diese Phänomene treten bereits nach wenigen Minuten ein, was meine Experimente von 25 Minuten Dauer ebenfalls bestätigt haben.

## 6 Zusammenfassung

Die wiederholte Präsentation von Reizen im Bereich der Übersehschärfe (Noniuslinien) führt zu einer signifikanten Verbesserung der Wahrnehmungsschwelle und zu Änderungen der neurophysiologischen Aktivität im menschlichen Gehirn. 23 erwachsene Probanden nahmen an einem psychophysischen Experiment teil, in welchem innerhalb von 25 Minuten die Schwelle der Übersehschärfe für horizontale und vertikale Linien festgelegt wurde. Gleichzeitig wurde die evozierte Hirnaktivität über 30 Elektroden über der Occipitalregion abgeleitet. Anschließend wurden für jeden Probanden die Potentiale für zwei Bedingungen berechnet, vor dem Lernen (entsprechend der ersten Hälfte des Experimentes) und nach dem Lernen (entsprechend der zweiten Hälfte des Experimentes). Die visuell evozierte Hirnaktivität wurde zu diesen beiden Bedingungen verglichen.

Im psychophysischen Teil des Experimentes sank die Noniusschwelle signifikant für beide Orientierungen, ein Anhalten der Verbesserung konnte in einer Kontrollsituation nach 9 Wochen gefunden werden. Das Lernen erwies sich als stimuluspezifisch, da kein Transfer auf den identischen Stimulus der anderen Orientierung erfolgte.

Spezifische Effekte durch die Verbesserung der Diskriminierungsfähigkeit über die Zeit wurden in der neurophysiologischen Aktivität des menschlichen Gehirnes beobachtet. Signifikant kürzere Komponentenlatenzen und höhere Amplituden traten während der zweiten Hälfte des Experimentes auf. Zusätzlich beeinflusste das Lernen die topographische Verteilung der evozierten Potentialfelder, weshalb angenommen werden kann, daß die Rindenneurone vor und nach dem Wahrnehmungslernen anders aktiviert werden.

## 7 Literaturverzeichnis

- Brandeis, D. and Lehmann, D. (1989): Segments of event-related potential map series reveal landscape changes with visual attention and subjective contours. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 73, 507-519.
- Davson, H. (1980): *Physiology of the Eye*. 4. Auflage, Churchill Livingstone, Edinburgh.
- Fahle, M. and Edelman, S. (1993): Long term learning in vernier acuity: effects of stimulus orientation, range and feedback. *Vision Research*, 33, 397-412.
- Fendick, M. and Westheimer, G. (1983): Effects of practice on the separation of test targets on foveal and peripheral stereoacuity. *Vision Research*, 23, 145-150.
- Fiorentini, A. and Berardi, N. (1981): Perceptual learning specific for orientation and spatial frequency. *Nature*, 287, 43-44.
- Fregnac, Y. and Imbert, M. (1984): Development of neuronal selectivity in primary visual cortex of cat. *Physiological Review*, 64, 325-434
- Gibson, E.J. (1953): Improvement in perceptual judgments as a function of controlled practice or training. *Psychological Bulletin*, 50, 401-430.
- Gilbert, C.D. and Wiesel, T.N. (1992): Receptive field dynamics in adult primary visual cortex. *Nature*, 356, 150-152.
- Haber, W.B. (1958): Reactions to loss of limbs: physiological and psychological aspects. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 74, 14-24.
- Harvey, L. O. (1986): Efficient estimation of sensory thresholds. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, 18, 623-632.
- Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1970): The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens. *Journal of Physiology*, 206, 419-436.

- Kandel, E.R. and Schwartz, J.H. (1991): Principles of Neural Science. 3. Auflage, Elsevier, New York.
- Karni, A. and Sagi, D. (1993): The time course of learning a visual skill. *Nature*, 365, 250-252.
- König, T. and Lehmann, D. (1996): Microstates in language-related brain potential maps show noun-verb differences. *Brain and Language*, 53 (2), 169-182.
- Kuffler, S.W. (1984): From Neuron to Brain. 2. Auflage, Sunderland, Mass.: Sinauer.
- Landis, T., Lehmann, D., Mita, T. and Skrandies, W. (1984): Evoked potential correlates of figure and ground. *International Journal of Psychophysiology*, 1, 345-348.
- Lee, B.B., Wehrhahn, C., Westheimer, G. and Kremers, J. (1995): The spatial precision of macaque ganglion cell responses in relation to vernier acuity of human observers. *Vision Research*, 35, 2743-2758.
- Lehmann, D. and Skrandies, W. (1980): Reference free identification of components of checkerboard- evoked multichannel potential fields. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 48, 609-621.
- Levi, D.M., Manny, R.E., Klein, S.A. and Steinmann, S.B. (1983): Electrophysiological correlates of hyperacuity in the human visual cortex. *Nature*, 306, 468-470.
- Leydhecker, W. (1990) : *Augenheilkunde*, 24. Auflage, Springer, Heidelberg.
- Lowitzsch, K., Maurer, K. and Stöhr, M. (1990): *Evozierte Potentiale*, 2. Auflage, Enke, Stuttgart, 2+55.
- McKee, S.P. and Westheimer, G. (1978): Improvement in vernier acuity with practice. *Perception and Psychophysics*, 24, 258-262.
- Merzenich, M.M., Nelson, R.J., Stryker, M.P.; Cynader, M.S.; Schoppmann, A. and Zook, J.M. (1984): Somatosensory cortical map changes following digit amputation in adult monkeys. *Journal of Comparative Neurology*, 224, 591-605
- Neuendörfer, B. (1995): *EEG-Fibel*, 4. Auflage, Fischer, Stuttgart.



Newsome, W.T., Zohary, E., Celebrini, S. and Britten, K.H. (1994): Neuronal plasticity that underlies improvement in perceptual performance. *Science* 263, 1289-1292.

Oldfield, R.C. (1971): The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh inventory. *Neuropsychologica* 9:97-113

Olson, C.R. and Freeman, R.D. (1980): Profile of the sensitive period for monocular deprivation in kittens. *Experimental Brain Research*, 39, 17-21.

Poggio, T., Fahle, M. and Edelman, S. (1991): Fast perceptual learning in visual hyperacuity. *Science* 256, 1018-1021.

Recanzone, G.H., Merzenich, M.M. and Schreiner, C.E. (1992): Changes in the distributed temporal response properties of SI cortical neurons reflect improvements in performance on a temporally based tactile discrimination task. *Journal of Neurophysiology*, 67, 1071-1091

Recanzone, G.H., Schreiner, C.E. and Merzenich, M.M. (1993): Plasticity in the frequency representation of primary auditory cortex following discrimination training in adult owl monkeys. *Journal of Neuroscience*, 13, 87-103.

Saarinen, J. and Levi, D.M. (1995): Perceptual learning in vernier acuity: What is learned? *Vision Research*, 35, 519-527.

Sachs, L. (1982): *Statistische Methoden*, 5. Auflage, Springer Heidelberg.

Schmidt, R.F. und Thews, G. (1997): *Physiologie des Menschen*, 27. Auflage, Springer, Heidelberg.

Skrandies, W. (1984): Scalp potential fields evoked by grating stimuli: effects of spatial frequency and orientation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 58, 325-332.

Skrandies, W. (1987): The upper and lower visual field of man: electrophysiological and functional differences. *Progress in Sensory Physiology*, 8, 1-93.

- Skrandies, W. (1995): Visual information processing: topography of brain electrical activity. *Biological Psychology*, 40, 1-15.
- Skrandies, W., Wässle, H., Peichl, L. (1978): Are field potentials an appropriate method for demonstrating connections in the brain? *Experimental Neurology*, 60, 509-521
- Skrandies, W. and Fahle, M. (1994): Neurophysiological correlates of perceptual learning in the human brain. *Brain Topography*, 7, 163-168.
- Skrandies, W., Lang, G. and Jedynek, A. (1996): Sensory thresholds and neurophysiological correlates of human perceptual learning. *Spatial Vision*, 9, 475-489.
- Taylor, M. M., and Creelman, C. D. (1967): PEST: Efficient estimates on probability functions. *Journal of the Acoustical Society of America*, 41, 782-787.
- Teuber, H.L., Kreiger, H.P., and Bender, M.B. (1949): Reorganization of sensory function in amputation stumps. *Federation Proceedings*, 8, 156.
- Von Campenhausen, C. (1981): *Die Sinne des Menschen*. 4. Auflage, Thieme, Stuttgart.
- Westheimer, G. (1982): Visual hyperacuity. *Progress in Sensory Physiology*, 1, 1-30.

## 8 Verzeichnis der Abbildungen und Tabellen

- Abb. 1: Schematische Darstellung der Nervenbahnen von der Netzhaut zum visuellen Areal der Großhirnrinde beim Menschen
- Abb. 2: Horizontaler schematischer Durchschnitt durch den rechten Augapfel, von oben gesehen
- Abb. 3: Schnitt durch die verschiedenen Netzhautschichten im Bereich der Fovea centralis und Schematische Darstellung der Zellen und ihrer Verknüpfungen von einem extrafovealen Bereich der Netzhaut
- Abb. 4: Darstellung der Trennung der Fasern des Tractus opticus in die einzelnen Schichten des Corpus geniculatum laterale bei Primaten
- Abb. 5: Abbildung der Retina auf das Striatum
- Abb. 6: Beziehung zwischen okulärer Dominanz und orientierungsspezifischen Säulen der Sehrinde
- Abb. 7: Darstellung der Sehbahn, zwei Schlüsselfaktoren des Aufbaus betonend
- Abb. 8: Visuell evoziertes Potential mit einer Elektrode occipital in der Mitte
- Abb. 9: Elektrodenanordnung über dem Hinterkopf
- Abb. 10: Zeitlicher Ablauf von Experiment 1
- Abb. 11: Allgemeine Versuchsanordnung
- Abb. 12: Darstellung der Noniuslinien, die den Probanden gezeigt wurden
- Abb. 13: Wahrscheinlichkeit einer korrekten Antwort als Funktion der Größe des Versatzes der Noniuslinien
- Abb. 14: GFP einer Versuchsperson während der zweiten 600 Präsentationen von Noniusversätzen in horizontaler Richtung
- Abb. 15: Psychometrische Funktion einer Versuchsperson in den vier Bedingungen vertikal vor, vertikal nach, horizontal vor und horizontal nach dem Training
- Abb. 16: Mittelwert der 23 Versuchspersonen aus Experiment 1 und 2 für die Schwelle bei horizontaler im Vergleich zur vertikalen Reizorientierung
- Abb. 17: Die Schwellen der horizontalen und der vertikalen Reizorientierung von jeweils einer Versuchsperson, die über 20 min alle 5 min bestimmt wurden

- Abb. 18: Median der Schwellen der Versuchspersonen von Experiment 2 für die 1. bis 5. Messung bei horizontaler und vertikaler Reizdarstellung
- Abb. 19: Schwellenwerte und Standardfehler einer Versuchsperson, die in Experiment 1 zum Zeitpunkt 0 min (vor dem Training) und zum Zeitpunkt 25 min (nach dem Training) in horizontaler Richtung bestimmt wurden
- Abb. 20a: Darstellung der Schwelle bei horizontaler und vertikaler Reizorientierung vor und nach dem 25 minütigen Training
- Abb. 21: Mittelwerte der Schwellen der 16 Versuchspersonen
- Abb. 22: Serien von gemessenen Potentialkarten einer Versuchsperson zwischen 60 und 620 ms in 40 ms Intervallen nach einem Versatz von 50 " horizontaler Noniuslinien
- Abb. 23: Die GFP einer Versuchsperson während des Trainings
- Abb. 24: Der Mittelwert der GFP über alle 16 Probanden während des Trainings
- Abb. 25: Segmente mit Zeitbereichen gleicher Polung, die über alle Probanden und alle vier Bedingungen zusammengefaßt bestimmt wurden
- Abb. 26: Posterior-Anterior- und Links-Rechts-Verteilung des negativen Zentroides im Segment 3 für den Zeitbereich von 206 bis 386 ms
- Abb. 27: Links-Rechts-Verteilung des positiven Zentroides im Segment 0 (76 bis 102 ms) und im Segment 3 (206 bis 368 ms)
- Abb. 28: Links-Rechts-Verteilung des positiven Zentroides im Segment 6 (466 bis 500 ms) und im Segment 9 (596 bis 662 ms)
- Abb. 29: Lage des negativen Zentroids im Segment 9 in Bezug auf die Orientierung und die Zeit
- Tab. 1: Daten der Versuchspersonen
- Tab. 2: Erreichte Schwellen in Winkelsekunden im Experiment 1
- Tab. 3: Zeitpunkte und Werte der GFP-Maxima vor und nach dem Lernprogramm bei horizontaler und vertikaler Präsentation der Reizlinien
- Tab. 4: Erreichte Schwellen in Winkelsekunden in Experiment 2

## 9 Tabellen

**Tabelle 1: Daten der Versuchspersonen**

	VP	Teilbild in Abb. 20	Ge- schlecht	Händig- keit	Alter	Visus	
						rechts	links
<b>Experiment 1</b>	0	A	m	links	25	1,60	1,60
	1	B	w	rechts	23	1,60	1,25
	2	-	m	rechts	26	0,80	1,00
	3	C	m	links	27	1,60	1,25
	4	D	w	rechts	18	1,25	1,25
	6	E	m	rechts	25	1,25	0,80
	7	F	m	rechts	22	1,60	1,25
	8	G	w	links	28	0,80	0,80
	9	-	w	rechts	29	1,25	1,25
	10	H	w	rechts	22	1,60	1,00
	11	I	w	rechts	27	1,25	1,25
	12	J	w	rechts	24	1,25	1,00
	13	K	w	rechts	31	1,00	1,00
	14	L	m	rechts	23	1,00	1,00
	15	M	m	rechts	25	1,25	1,25
	16	N	m	rechts	27	1,60	2,00
	18	O	m	rechts	25	1,25	1,00
	19	P	w	rechts	24	1,60	1,25
<b>Teilbild in Abb. 17</b>							
<b>Experiment 2</b>	16	A	m	rechts	27	1,60	2,00
	20	B	m	rechts	32	2,00	1,00
	21	C	m	rechts	35	1,60	1,60
	22	D	m	rechts	43	2,00	2,00
	23	E	w	rechts	25	1,25	1,60
	24	F	m	rechts	24	1,60	1,25

**Tabelle 2: Erreichte Schwellen in Winkelsekunden im Experiment 1**

VP	Horizontal		Vertikal	
	vor Lernen	nach Lernen	vor Lernen	nach Lernen
<b>0</b>	10,64	2,26	2,78	3,06
<b>1</b>	10,90	7,87	11,87	6,82
<b>2</b>	9,48	20,45	7,66	11,38
<b>3</b>	12,16	11,32	5,33	2,89
<b>4</b>	19,56	10,23	8,20	9,64
<b>6</b>	15,11	12,87	16,66	6,38
<b>7</b>	13,13	9,32	17,04	6,54
<b>8</b>	15,21	9,60	5,00	10,12
<b>9</b>	11,11	11,20	28,21	12,66
<b>10</b>	17,14	8,26	11,10	7,03
<b>11</b>	7,30	5,35	8,42	6,78
<b>12</b>	20,68	19,37	22,76	20,05
<b>13</b>	25,33	14,61	13,11	7,23
<b>14</b>	24,66	12,72	21,46	7,59
<b>15</b>	9,73	4,55	7,82	8,22
<b>16</b>	9,98	3,00	9,59	7,42
<b>18</b>	5,99	2,65	2,96	2,87
<b>19</b>	18,32	8,39	10,38	6,57

**Tabelle 3: Zeitpunkte und Werte der GFP-Maxima vor und nach dem Lernprogramm bei horizontaler und vertikaler Präsentation der Reizlinien**

	VP	Horizontal				Vertikal			
		vor Lernen		nach Lernen		vor Lernen		nach Lernen	
		t (ms)	GFP (µV)	t (ms)	GFP (µV)	t (ms)	GFP (µV)	t (ms)	GFP (µV)
<b>100 ms bis 200 ms</b>	<b>0</b>	156	0,34	144	0,27	174	0,27	156	0,46
	<b>1</b>	126	0,53	120	0,61	142	0,46	114	0,45
	<b>3</b>	186	0,49	114	0,66	190	0,98	190	1,00
	<b>4</b>	178	0,44	182	0,37	168	0,52	174	0,50
	<b>6</b>	158	0,68	128	0,30	158	0,31	166	0,25
	<b>7</b>	104	0,51	122	0,46	110	0,62	184	0,56
	<b>8</b>	116	0,44	182	0,38	154	0,45	154	0,43
	<b>10</b>	136	0,64	146	1,01	138	0,62	100	0,74
	<b>11</b>	124	0,32	198	1,56	124	0,32	134	0,25
	<b>12</b>	148	0,27	154	0,49	158	0,30	102	0,54
	<b>13</b>	164	0,37	160	0,46	194	0,43	110	0,63
	<b>14</b>	114	0,44	112	0,37	160	0,36	198	0,54
	<b>15</b>	112	0,43	120	0,45	134	0,64	156	0,62
	<b>16</b>	146	0,32	118	0,51	106	0,43	180	0,38
	<b>18</b>	196	0,36	188	0,40	198	0,82	198	0,84
	<b>19</b>	144	0,38	146	0,23	150	0,34	140	0,43
<b>202 ms bis 350 ms</b>	<b>0</b>	272	0,87	260	0,93	266	0,96	256	0,83
	<b>1</b>	336	1,15	338	1,50	324	0,99	292	1,40
	<b>3</b>	292	0,70	282	0,58	212	0,88	262	0,51
	<b>4</b>	284	0,72	300	0,84	292	0,65	256	0,76
	<b>6</b>	296	0,77	290	1,23	292	1,27	250	1,06
	<b>7</b>	302	0,93	296	0,84	326	0,92	300	1,13
	<b>8</b>	220	0,57	280	0,67	230	0,60	288	0,53
	<b>10</b>	302	1,02	282	1,03	266	1,64	256	1,95
	<b>11</b>	206	1,71	304	0,35	206	1,71	208	1,78
	<b>12</b>	276	0,71	342	0,76	320	0,83	264	0,75
	<b>13</b>	276	0,66	276	0,50	266	0,97	260	1,05
	<b>14</b>	300	0,80	306	0,90	254	0,54	276	0,65
	<b>15</b>	264	0,99	300	1,43	258	0,92	244	0,84
	<b>16</b>	310	0,51	292	0,63	238	0,52	246	0,82
	<b>18</b>	296	0,58	288	0,46	282	0,56	270	0,65
	<b>19</b>	314	0,59	278	0,73	268	1,48	264	1,37

	VP	Horizontal				Vertikal			
		vor Lernen		nach Lernen		vor Lernen		nach Lernen	
		t (ms)	GFP (µV)	t (ms)	GFP (µV)	t (ms)	GFP (µV)	t (ms)	GFP (µV)
<b>460 ms bis 560 ms</b>	<b>0</b>	514	0,54	494	0,57	490	0,54	464	0,54
	<b>1</b>	506	1,05	492	1,24	520	0,65	506	1,10
	<b>3</b>	496	0,40	506	0,54	480	0,42	552	0,53
	<b>4</b>	490	0,61	536	0,35	556	0,67	500	0,37
	<b>6</b>	532	0,65	492	0,86	526	0,65	480	0,57
	<b>7</b>	522	0,83	500	0,62	528	0,54	540	0,78
	<b>8</b>	464	0,38	466	0,43	498	0,34	520	0,32
	<b>10</b>	488	0,52	486	0,56	488	0,79	470	1,13
	<b>11</b>	460	1,23	486	0,98	460	1,23	476	1,06
	<b>12</b>	480	0,52	494	0,44	466	0,48	476	0,71
	<b>13</b>	464	0,49	472	0,32	462	0,69	490	0,52
	<b>14</b>	552	0,39	542	0,62	514	0,43	536	0,40
	<b>15</b>	546	0,67	502	0,77	466	0,51	546	0,79
	<b>16</b>	552	0,44	472	0,45	518	0,46	512	0,58
	<b>18</b>	476	0,32	494	0,38	492	0,46	486	0,51
	<b>19</b>	468	0,49	504	0,32	532	0,72	464	0,51



**Tabelle 4: Erreichte Schwellen in Winkelsekunden in Experiment 2**

<b>Horizontale Ausrichtung</b>					
<b>VP</b>	<b>0 min</b>	<b>5 min</b>	<b>10 min</b>	<b>15 min</b>	<b>20 min</b>
16	3,61	4,13	3,32	2,21	4,68
20	4,98	6,00	7,32	3,16	3,06
21	2,69	3,35	4,89	3,53	4,77
22	15,46	6,25	11,04	3,87	10,42
23	7,84	17,11	11,04	9,82	10,77
24	6,79	30,12	10,00	9,98	9,60

<b>Vertikale Ausrichtung</b>					
<b>VP</b>	<b>0 min</b>	<b>5 min</b>	<b>10 min</b>	<b>15 min</b>	<b>20 min</b>
16	5,94	5,20	3,01	6,03	5,75
20	4,22	3,05	4,74	6,82	9,11
21	2,06	4,32	7,13	6,95	3,02
22	14,78	10,87	9,51	6,42	12,03
23	9,90	11,14	4,45	10,29	15,10
24	12,01	11,02	10,07	4,84	9,50

## **Danksagung**

Allen Mitarbeitern der elektrophysiologischen Abteilung des Physiologischen Institutes möchte ich für ihre stets freundliche Hilfsbereitschaft danken.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Dipl. Phys. Dr. rer. nat. A. Jedynek für die stets freundliche und zuvorkommende Betreuung in den vergangenen Jahren.

Herrn Prof. Dr. rer. nat. Skrandies möchte ich für alle Mühe und Geduld vor allem bei der statistischen Auswertung dieser Arbeit danken.

Herrn Prof. Dr. M. Fahle möchte ich für die Geräte danken, die er mir großzügig zur Verfügung gestellt hat.

Mein besonderer Dank gilt auch allen Probanden für die Zeit und Geduld, die sie für mich hatten.

Für seine Unterstützung und geduldige Einführung in die verwendete Software und alle konstruktive Kritik und Korrektur danke ich meinem Mann Jochen.

Für seine ausgiebigen Mittagsschlafes, die mir die Fertigstellung der Dissertation als junge Mutter ermöglicht haben, danke ich meinem Sohn Nils.

## Lebenslauf

Name	Gudrun Lang, geb. Oelte
Geburtsdatum	05.12.1970
Geburtsort	Waiblingen
Familienstand	verheiratet mit Jochen Lang
Kinder	Nils Christian, geb. 06.02.1998; Caroline, geb. 16.01.2000

1977 - 1980	Rollhofschule, Schwäbisch Hall
1980 - 1981	Schulwechsel zur Grundschule Bibersfeld
1981 - 1990	Erasmus-Widmann-Gymnasium, Schwäbisch Hall
Mai 1990	Erwerb des Abiturzeugnisses
Okt. 1990	Beginn des Studiums an der J.-L.-Universität Gießen
Sept. 1992	Ärztliche Vorprüfung
März 1994	Erster Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
Sept. 1995	Zweiter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
Okt. 1995 - Sept. 1996	Praktisches Jahr, Kreiskrankenhaus Wetzlar und Klinikum der J.-L.-Universität Gießen
29. Okt. 1996	Dritter Abschnitt der Ärztlichen Prüfung
Nov. 1996 - Dez. 1997 und Sept. 1998 - Jan. 1999	ÄiP Asklepios Neurologische Klinik Bad Salzhausen